



ИЗ

МЕТ

(ОСНОВ

УНССХБ
Опт. ин. с-х 1-1

Ю. А. ФИЛИПЧЕНКО
Профессор Петроградского Университета

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ

(основы биологической вариационной статистики)

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА - - 1923 - - ПЕТРОГРАД

ИЗМ

МЕТО

(ОСНОВЫ БИ

ГОСУДАР
МОСКВА

Ю. А. ФИЛИПЧЕНКО
Профессор Петроградского Университета

Визирин
1925
УНЕСКО
Одобр. рег. ин. и.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ

И

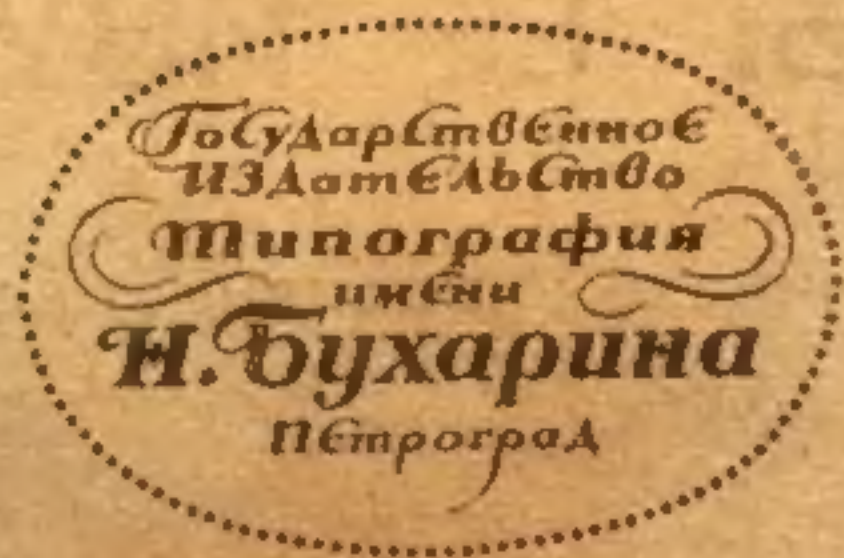
МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ

(основы биологической вариационной статистики)

С 50 рисунками в тексте



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА - - 1923 - - ПЕТРОГРАД



Пять лет
сам наследстве
1917, стр. IV
были указаны
удобным отказ
отделов, на кот
логия изменчи
явления незави
отделу генетики

Необходим
ательных работ
ния с ее совр
вариационной с
форме в перв
тому мастерско
были даны в е
может убедить
изложение отн
Йоганнсена, к
водствах.

Хотя в об
можно почти
однако послед
бенно комбина
Вот почему пр
ссылки на соот
вероятно, это
знакомство с
распространени

*) Второе изд

ОГЛАВЛЕНИЕ.

А. Изменчивость индивидуальная.

ГЛАВА I. ✓

Вариационный ряд и кривая	Стр. 5
-------------------------------------	-----------

Индивидуальная и групповая изменчивость. Виды индивидуальной изменчивости. Статистический метод. Теория средних величин. Вариационный ряд, варианты. Закон Кетла о распределении вариантов. Вариационная кривая. Определенные и классовые варианты. Влияние на изменчивость внешних условий. Внутренние факторы индивидуальной изменчивости.

24

ГЛАВА II. ✓

Элементы вариационного ряда	29
---------------------------------------	----

Средняя величина. Медиана и мода. Квартиль. Уклонения от средней величины, среднее уклонение, среднее квадратическое уклонение. Коэффициент вариации. Вероятные и средние ошибки. Способ моментов.

27

ГЛАВА III. ✓

Элементы вариационного ряда (продолжение)	56
---	----

Вычисление теоретического ряда и индекса совпадения. Асимметрия. Односторонние кривые. Экцесс. Высоковершинные и низковершинные кривые. Вычисление цифры асимметрии и эксцесса по способу моментов. Типы кривых по Пирсону. Двухвершинные и многовершинные кривые.

30

ГЛАВА IV. ✓

Трансгрессивная, коррелятивная и альтернативная изменчивость	86
--	----

Трансгрессивные ряды. Оценка различий между средними величинами. Метод комбинированных признаков Гейнке. Физиологическая корреляция и коррелятивная изменчивость. Таблицы корреляции. Коэффициент корреляции и его ошибка. Регрессия. Определение квадратического уклонения, средней ошибки и коэффициента корреляции при альтернативной изменчивости. Значение определения коррелятивной зависимости.

33

ГЛАВА V. ✓

Подбор	119
------------------	-----

Учение Дарвина. Вопрос о наследственности индивидуальных уклонений. Закон регрессии Гальтона. Исследования Пирсона. Популяции и чистые линии, фенотип и генотип. Исследования Йоганнсена. Другие опыты подбора в чистых линиях, клонах и кровных линиях. Роль подбора.

28

Б. Изменчивость групповая.

ГЛАВА VI.

Стр.

Мутации	147
-------------------	-----

Групповая изменчивость. Теория гетерогенезиса Коржинского. Мутационная теория де-Фриза. Опыты с *Oenothera lamarckiana*. Элементарные виды и разновидности, прогрессивные и регрессивные мутации. Гипотеза периодических мутаций и премутации. Новые случаи мутационной изменчивости у растений; факториальные мутации; вопрос о прогрессивных и регрессивных мутациях; мутации в чистых линиях; ступенчатые мутации. Мутации в животном царстве и у микроорганизмов; вопрос о влиянии внешних условий; длительные модификации.

ГЛАВА VII.

Мутации (продолжение) и комбинации	181
--	-----

Законы Менделя и комбинативная изменчивость. Примеры комбинаций. Мутации и комбинации. "Спор об энотерах". Скрещивания энотер и попытки искусственного получения *Oenothera lamarckiana*. Отношения в хромосомах у мутантов последней. Гипотеза идентичных мест Моргана. Внутренние факторы мутационной и комбинативной изменчивости. Гомологичные ряды в наследственной изменчивости.

ГЛАВА VIII.

Значение подбора, мутаций и комбинаций	210
--	-----

Теория подбора Дарвина, мутаций де-Фриза и комбинаций Лотси. Значение этих факторов для эволюции организмов. Мутации и комбинации в животноводстве и растениеводстве. Подбор у автогамных и аллогамных организмов. Мутации, комбинации и подбор в человеческом обществе. Евгеника.

Указатель литературы	227
Указатель имен авторов	234
Предметный указатель	236

ПРЕДИСЛОВИЕ.

Пять лет тому назад появилась моя книга, посвященная вопросам наследственности («Наследственность». Москва, изд. «Природа», 1917, стр. IV + 302, с 90 рис. в тексте)¹⁾. В предисловии к ней были указаны те мотивы, по которым мне кажется гораздо более удобным отказаться от одновременного трактования тех двух главных отделов, на которые распадается современная *генетика* (иначе *физиология изменчивости и наследственности*), и рассматривать оба эти явления независимо друг от друга. Настоящая книга и посвящена тому отделу генетики, который изучает изменчивость организмов.

Необходимым предварительным условием не только для самостоятельных работ в этой области, но и для более подробного ознакомления с ее современным состоянием, является знакомство с основами вариационной статистики, которые и излагаются в самой элементарной форме в первых главах этой книги. При этом я во многом следую тому мастерскому плану и приемам изложения этих данных, которые были даны в его классической книге Иоганнсенom, однако, как легко может убедиться более знакомый с этими вопросами читатель, наше изложение отнюдь не представляет из себя простого пересказа книги Иоганнсева, как это имело место в некоторых иностранных руководствах.

Хотя в общем при изложении большинства явлений изменчивости можно почти совершенно не касаться вопросов наследственности, однако последнее необходимо при разборе явления мутаций и особенно комбинаций, всецело основывающихся на законах Менделя. Вот почему при изложении этих вопросов пришлось сделать несколько ссылок на соответствующие места моей книги о наследственности, хотя, вероятно, это понадобится лишь немногим читателям, так как общее знакомство с законами Менделя получило теперь довольно широкое распространение, а детали их при этом лишены особого значения.

¹⁾ Второе издание этой книги печатается в настоящее время Госуд. Издательством.

Эта книга была написана и даже передана издательству «Природа» уже четыре года тому назад—весной 1918 года, но не могла быть им издана своевременно. В настоящее время я переработал ее местами совершенно заново, учитывая при этом не столько вышедшую за это время новую литературу, сколько свой постоянный педагогический опыт, так как все это время мне приходилось читать подробный курс генетики и вести вместе с моими сотрудниками по лабораторной работе практические занятия по вариационной статистике на физико-математическом факультете Петроградского Университета.

Что касается до вышедшей за последние годы новой литературы, особенно обширной как раз по генетике, то в настоящее время мы не чувствуем себя уже столь отсталыми в этом отношении, как это было сравнительно недавно, и я внес в свой обзор по возможности все наиболее важное и из исследований последних лет.

Не могу не высказать при этом надежды, что настоящая книга окажется небесполезной для русских молодых зоологов и ботаников, тем, что несколько введет их в круг более точных методов биологического исследования, без которых, по моему глубокому убеждению, невозможна теперь работа не только физиолога, но и систематика и даже морфолога. Отчасти в виду этого в конце книги для каждой главы указана главнейшая литература по затронутым в ней вопросам.

Пользуюсь случаем выразить здесь мою искреннюю благодарность моим коллегам А. П. Владимирскому, Д. М. Дьяконову и И. И. Соколову за любезную репродукцию некоторых рисунков для этой книги.

Декабрь
1922 года.

Индивидуальная и
Статистическая мет
Закон Кетле о рас
классовые варианты

Организмы,

братья и сестры,
состоит, как пав
сходство никогда
родственными дру
рат. индивидуальн
вполне подобны др
собой даже близко
ной изменчивости
самых распространен
который бы не под

Однако под
явление, когда изм
или индивидуум,
этого рода может
пределах каждого п
разновидностей и по
говорят, что куры
(т. е. богаче пороха
нов, цесарок, индеек
В отличие от
обозначить особым
термин—групповая
чем индивидуальная
ности, так как на
большинстве случаев
В прежние времена
тот другу

ГЛАВА I.

Вариационный ряд и кривая.

Индивидуальная и групповая изменчивость.—Виды индивидуальной изменчивости. — Статистический метод.—Теория средних величин.—Вариационный ряд, варианты.—Закон Кетле о распределении вариантов.—Вариационная кривая.—Определенные и классовые варианты.—Влияние на изменчивость внешних условий.—Внутренние факторы индивидуальной изменчивости.

Организмы, связанные близким родством, как родители и дети, братья и сестры, обыкновенно бывают сходны друг с другом, в чем состоит, как известно, сущность *наследственности*. Однако это сходство никогда не бывает совершенно полным: на ряду с ним между родственными друг другу особями наблюдаются некоторые, как говорят, индивидуальные различия, и две таких особи никогда не бывают вполне подобны друг другу. Это явление некоторого различия между собой даже близко родственных особей носит название *индивидуальной изменчивости*. Подобно наследственности оно относится к числу самых распространенных в природе, и нет ни одного вида организмов, который бы не подлежал действию этих явлений.

Однако под именем изменчивости нередко понимают и другое явление, когда изменения характеризуют не каждую отдельную особь или индивидуум, а целую группу особей. Примером изменчивости этого рода может служить существование различных пород или рас в пределах каждого из видов наших домашних животных и растений или разновидностей и подвидов среди диких форм. Именно в этом смысле говорят, что куры (т. е. вид курицы—*Gallus bankiva*) изменчивее (т. е. богаче породами) других представителей того же отряда—павлинов, цесарок, индеек, что собаки изменчивее кошек и т. д.

В отличие от индивидуальной изменчивости этот вид ее следует обозначить особым именем, и в качестве такового мы предлагаем термин—*групповая изменчивость*. Последняя в еще большей степени, чем индивидуальная изменчивость, связана с явлениями наследственности, так как наблюдающиеся при этом изменения в громадном большинстве случаев оказываются наследственными.

В прежнее время наследственность и изменчивость нередко противопоставляли друг другу, видя в них не только независимые, но и прямо

противоположные силы или стремления организма, из которых одна носит консервативный, другая прогрессивный характер. В настоящее время мы отнюдь не можем поддерживать подобного взгляда и должны признать гораздо более правильной точку зрения Пирсона, согласно которой «изменчивость и наследственность скорее предшествуют эволюции, чем вытекают из нее, и составляют в настоящее время одну основную тайну жизненной единицы» (6). Однако, в интересах большего удобства изложения мы предпочитаем рассматривать оба эти явления отдельно друг от друга, при чем настоящая книга посвящается исключительно изменчивости. При этом в первых главах ее дело будет идти только об изменчивости индивидуальной: явления групповой изменчивости мы рассмотрим дальше.

Распространяясь на все особенности организмов, индивидуальная изменчивость подобно последним может быть двух родов. Как известно, одни признаки животных и растений носят количественный характер: их можно непосредственно измерить, взвесить, подсчитать и вообще выразить цифрами, как длину, ширину, вес и т. п. Напротив, ряд других особенностей, хотя бы некоторые явления окраски, непосредственно не поддаются такому выражению, нося чисто качественный, а не количественный характер. Сообразно с этим можно различать и два основных типа изменчивости организмов: *изменчивость количественную* и *качественную*. Первую из них, особенно широко распространенную в природе, называют иногда кроме того и *рядовой*, ибо, как мы сейчас увидим, изменения количественных признаков слагаются обычно в ряды. Для второго вида изменчивости также существует другой термин, именно ее называют еще *альтернативной*, так как изменения качественных признаков обнаруживают чередование друг с другом (мужской—женский, красный—белый и т. д.).

Заметим, что в первых главах нашей книги, посвященных индивидуальной изменчивости, мы будем иметь дело почти исключительно с количественной или рядовой изменчивостью. Случаи альтернативной изменчивости будут рассмотрены нами несколько дальше, а от них мы перейдем и к явлениям групповой изменчивости.

Основателем точного, строго научного изучения явлений изменчивости нужно считать бельгийского математика и антрополога Кетлэ (1796—1874), который является по общему признанию также и отцом современной статистики. Главными произведениями этого автора являются «Социальная физика» (4), первое издание которой появилось еще в 1835 году, и вышедшая 36 лет спустя «Антропометрия» (5)— в них и заложены основы как современной статистики, так и учения об индивидуальной изменчивости.

Как известно, к области приложения статистики относятся явления индивидуального характера, широко распространенные как в живой, так и в мертвой природе, основные особенности которых выступают

лишь в массе или, как говорят, в совокупности случаев и зачастую совершенно незаметны в отдельных случаях этой совокупности. Отсюда вытекает и тот принцип массового наблюдения, на котором основывается вся статистика и который был ясно формулирован Кетлэ в его «Социальной физике». «Мы должны, писал он, оставить в стороне человека, взятого в отдельности, и рассматривать его, только как часть рода человеческого... При увеличении количества индивидуумов, подвергающихся наблюдению, исчезают индивидуальные особенности, физические, интеллектуальные или нравственные, и на первый план выдвигаются те главные факты, в силу которых общество существует и сохраняется». В результате подобного массового наблюдения мы приходим к установлению средних качеств уже не отдельных людей, а человечества в его целом, и из совокупности подобных средних качеств составляется то, что Кетлэ называл «средним человеком», сравнивая его с центром тяжести в телах и считая основой социальной физики.

Учение о среднем типе, о *средней величине*, лежащей в основе всех подлежащих измерению явлений и прежде всего явления изменчивости организмов, составляет главную основу всех построений Кетлэ. «Теория средних, говорит он, служит основанием всех наблюдательных наук..., так как везде, где можно сказать «больше» или «меньше», необходимо определить три вещи: среднее состояние и два предела».

Однако средний тип или средняя величина есть не более как наше отвлечение, фикция, на самом деле не встречающаяся или встречающаяся очень редко в природе. В действительности мы наблюдаем всюду большие или меньшие *уклонения от средней величины*: спрашивается, нет ли известной законности, управляющей распределением подобных уклонений, так как давно уже известно, что наиболее сильные уклонения являются в то же время и наиболее редкими. Кетлэ установил и эту законность, которая носит с тех пор его имя.

Если мы возьмем достаточно большое количество особей какого-нибудь одного вида и исследуем их с точки зрения какой-нибудь определенной особенности, носящей количественный характер, то получим ряд, начинающийся с форм, у которых данная особенность выражена меньше всего, и кончающийся формами с наибольшим развитием этой особенности, при чем крайние члены ряда связаны друг с другом постепенными переходами. Наш рисунок 1 изображает подобную картину для листьев лавровишни, если их расположить в ряд по величине, и, конечно, примеров такого рода можно было бы привести сколько угодно и притом для самых различных организмов.—Подобный ряд носит название ряда изменчивости или *вариационного ряда*, а каждый из его многочисленных членов называется *вариантой*. Закон Кетлэ и касается распределения вариантов в вариационном ряду.

Возьмем тот же пример, который приводит в своих произведениях Кетлэ, именно измерение роста 25.878 волонтеров в Северо-



Рис. 1. Вариационный ряд длины листьев лавровишни.
По де-Фризу из Гольдшмидта.

Американских Соединенных Штатах. Для удобства мы приведем здесь не абсолютные цифры, а отнесенные к 1000. При этом получаются следующие величины:

Величина роста в дюймах.	На 1000 приходится		Разность между на- блюдениями и вычислен- ными вели- чинами.
	по наблюдениям.	по вычислениям.	
54	—	—	—
55	—	—	—
56	—	—	—
57	1	2	— 1
58	—	—	—
59	—	—	—
60	1	3	— 2
61	2	9	— 7
62	20	21	— 1
63	48	42	+ 6
64	75	72	+ 3
65	117	107	+ 10
66	134	137	— 3
67	157	153	+ 4
68	140	146	— 6
69	121	121	0
70	80	86	— 6
71	57	53	+ 4
72	26	28	— 2
73	13	13	0
74	5	5	0
75	2	2	0
76	—	—	—
77	1	0	+ 1
78	—	—	—
Всего	1000	1000	— 28 + 28

Таким образом, оба крайних предела человеческого роста (ниже 60 и выше 75 дюймов) наблюдаются чрезвычайно редко (одна особь на 1000), но затем вверх и вниз от этих крайних пределов число особей быстро увеличивается, достигая в середине ряда наибольшей величины. В общем, получается картина симметричного распределения членов вариационного ряда в обе стороны от некоторой средней и наиболее частой величины (в данном случае роста в 67 дюймов), которая, очевидно, наиболее близка к истинной средней величине данного ряда (равной здесь 67,206 дюйма).

Возвращаясь к затронутому выше вопросу о распределении отклонений от средней величины, мы видим, что отклонения, не превышающие одного дюйма (при росте в 67 и 68 дюймов), свойственны приблизительно 300 особей из 1000, отклонения вдвое большие (от 1 до 2 дюймов в обе стороны от средней величины, т. е. рост в 66 и 69 дюймов) встречаются уже реже—свойственны приблизительно 250 особям из 1000 и т. д., пока мы не дойдем до совсем редких и в то же время самых значительных отклонений, превышающих на 6—7 и более дюймов среднюю величину, которые попадаются не свыше нескольких единиц на 1000. Словом, выражаясь математически, можно сказать, что частота отклонений есть функция их величины: чем больше отклонение и чем дальше в вариационном ряду отстоит от средней величины данная варианта, тем она попадает реже, и обратно—чем меньше отклонение и чем ближе варианта к средней величине ряда, тем она представлена в нем большим числом особей.

Все эти отношения Кетлэ облек в еще более точную математическую форму, показав, что распределение особей в каждом вариационном ряду следует коэффициентам двучлена возведенного в известную степень. Это и будет наиболее точным выражением закона Кетлэ.

В самом деле, в элементарной алгебре доказывается, что, согласно биному Ньютона,

$$\begin{aligned}(a+b)^1 &= a+b \\(a+b)^2 &= a^2+2ab+b^2 \\(a+b)^3 &= a^3+3a^2b+3ab^2+b^3 \\(a+b)^4 &= a^4+4a^3b+6a^2b^2+4ab^3+b^4\end{aligned}$$

и вообще

$$\begin{aligned}(a+b)^n &= a^n + na^{n-1}b + \frac{n(n-1)}{1 \cdot 2} a^{n-2}b^2 + \frac{n(n-1)(n-2)}{1 \cdot 2 \cdot 3} a^{n-3}b^3 + \\&\quad + \frac{n(n-1)}{1 \cdot 2} a^2b^{n-2} + nab^{n-1} + b^n\end{aligned}$$

Принимая $a = b = 1$, имеем

$$(1 + 1)^1 = 1 + 1$$

$$(1 + 1)^2 = 1 + 2 + 1$$

$$(1 + 1)^3 = 1 + 3 + 3 + 1$$

$$(1 + 1)^4 = 1 + 4 + 6 + 4 + 1$$

и вообще

$$(1 + 1)^n = 1 + n + \frac{n(n-1)}{1 \cdot 2} + \frac{n(n-1)(n-2)}{1 \cdot 2 \cdot 3} + \dots + \frac{n(n-1)}{1 \cdot 2} + n + 1.$$

Для проверки этого закона на приведенном выше примере разобьем вариационный ряд Кетлэ на 9 групп или *классов*, соединяя в один класс особей, отличающихся друг от друга по росту не более как на 2 дюйма (два крайние класса составляют в этом отношении исключение). В этой более упрощенной форме данный ряд принимает следующий вид:

59—60 и ниже	61—62	63—64	65—66	67—68	69—70	71—72	73—74	75—76 и выше
2	22	123	251	297	201	83	18	3

Возведем теперь двучлен в 8-ю степень и при этом, согласно предыдущему, имеем:

$$(1 + 1)^8 = 1 + 8 + 28 + 56 + 70 + 56 + 28 + 8 + 1.$$

Сумма членов этого ряда (2^8) равна 256, между тем ряд Кетлэ охватывает 1000 особей. Умножим в виду этого каждую из приведенных сейчас цифр на 4 и тогда получаем:

$$4 - 32 - 112 - 224 - 280 - 224 - 112 - 32 - 4.$$

Совпадение этого ряда с рядом Кетлэ, разбитым, также на 9 классов, довольно большое, но оно станет еще большим, если мы разобьем ряд роста волонтеров не на 9, а на 18 классов и сравним его с формулой двучлена, возведенного в 17 степень и приведенного также к 1000. Это было сделано Кетлэ, при чем он получил ряд, приведенный выше в третьей графе его таблицы, и, как видно из нее, и действительный ряд (по наблюдениям) и теоретический (по вычислениям) очень близки друг к другу. Разность между действительными и теоретическими цифрами приведена в четвертой графе таблицы, и мы видим при этом, что отклонения в сторону плюса или минуса взаимно погашаются.

Чрезвычайно важной заслугой Кетлэ является не только чисто теоретический вывод его закона, но и проверка его на самых разнообразных особенностях человека, результаты чего изложены им в его «Антропометрии» (5). При этом он отмечает, что данный закон «свойствен не только человеку, а наблюдается у всех живых существ, у всех тех групп их, которые можно обозначить именем особого вида». Справедливость последнего нашла себе вскоре полное подтверждение в работах Гальтона, Уэльдона, Людвига, де-Фриза, Дункера и многих других. С некоторыми из исследований этих авторов мы встретимся во время дальнейшего изложения, покуда же и сказанного достаточно для признания того, что закон Кетлэ является основным законом количественной изменчивости ¹⁾.

¹⁾ Закон Кетлэ тесно примыкает к известному еще до него так называемому закону ошибок Гаусса. Согласно последнему, при каждом наблюдении (подсчете, измерении и т. п.) постоянно делаются ошибки, так что для получения истинной величины измеряемого объекта необходимо вывести среднее арифметическое из всех отдельных измерений. При этом оказывается, что большие отклонения от этой истинной величины встречаются реже, чем малые, при чем частота той или иной ошибки наблюдения является функцией ее величины.

Однако и закон ошибок Гаусса и закон распределения вариант Кетлэ в конечном итоге могут рассматриваться, как следствия основной теоремы теории вероятностей, носящей название теоремы Я. Бернулли и тесно примыкающего к ней закона больших чисел Пуассона.

В наиболее упрощенной формулировке обе эти теоремы гласят, что если мы имеем дело с одним или несколькими событиями, вероятность которых заранее известна, то при достаточно большом числе испытаний наибольшую вероятность представляет тот исход, при котором отношение числа случаев, где имело место данное событие, к общему числу случаев равно вероятности данного события или отклоняется от нее на чрезвычайно малую величину.

Согласно этим теоремам, если возможны два противоположных события A и B (например, выходы при метании монеты «орла» и «решетки»), вероятность которых равна a и b , то при произведении n испытаний мыслимы такие возможности: событие A совершается n раз, событие B ни разу; событие A совершается $(n-1)$ раз, событие B один раз; событие A — $(n-2)$ раз, событие B — 2 раза и т. д. Однако вероятности каждого из подобных исходов выражаются так:

n —раз A	$(n-1)$ —раз A	$(n-2)$ —раз A	...	1 раз A	—
—	1 раз B	2 раза B	...	$(n-1)$ —раз B	n раз B
a^n	$n a^{n-1} b$	$\frac{n(n-1)}{1 \cdot 2} a^{n-2} b^2$...	$n a b^{n-1}$	b^n

Таким образом, и здесь вероятности всех этих комбинаций представляют в совокупности разложение бинома Ньютона, возведенного в n -ую степень.

Конечно, изложенного совершенно недостаточно для правильного представления сущности теорем Бернулли и Пуассона, почему мы и рекомендуем интересующемуся этим читателю для ознакомления с ними обратиться к элементарным изложениям теории вероятностей (например, Ермакова, Власова) или же к учебникам статистики, где обыкновенно дается представление и об основных положениях теории вероятностей. В качестве подобных статистических руководств можно назвать:

А. Кауфман. Теория и методы статистики. 3-е изд. М. 1916.

Р. Орженский. Учебник математической статистики. СПб. 1914.

А. Чупров. Очерки по теории статистики. 2-ое изд. СПб. 1910.

U. Yule. An introduction to the theory of statistics. 2 ed. London. 1912.

Кроме чисто математического выражения закону Кетлэ может быть дано и другое—графическое—в виде так называемой *вариационной кривой* или, как ее иногда называют, *кривой частоты*. Построение подобных кривых принадлежит к числу общеизвестных приемов, но для выяснения некоторых относящихся сюда деталей мы поясним его на двух, трех примерах.

Первый пример касается числа пар листочков в сложных листьях акации (*Caragana arborescens*), при чем при подсчете их у 1000 листьев получился следующий вариационный ряд:

Число пар листочков	3	4	5	6	7
Число листьев	19	217	505	217	42

Чтобы изобразить графически этот ряд, построить его вариационную кривую, мы поступаем таким образом: на горизонтальной линии (оси абсцисс) наносятся на равных друг от друга расстояниях точки, отвечающие каждой из приведенных выше величин числа пар листочков (3, 4, 5 и т. д.) и из каждой такой точки восстанавливается перпендикуляр (ордината), длина которого в миллиметрах или в других долях точно отвечает числу особей (в данном случае листьев) соответствующей варианты (т. е. здесь соответственно 19, 217, 505 и т. д.).

Затем остается соединить вершины этих перпендикуляров или ординат прямыми линиями, и мы получим вариационную кривую, наглядно изображающую вариационный ряд (рис. 2). Она прекрасно

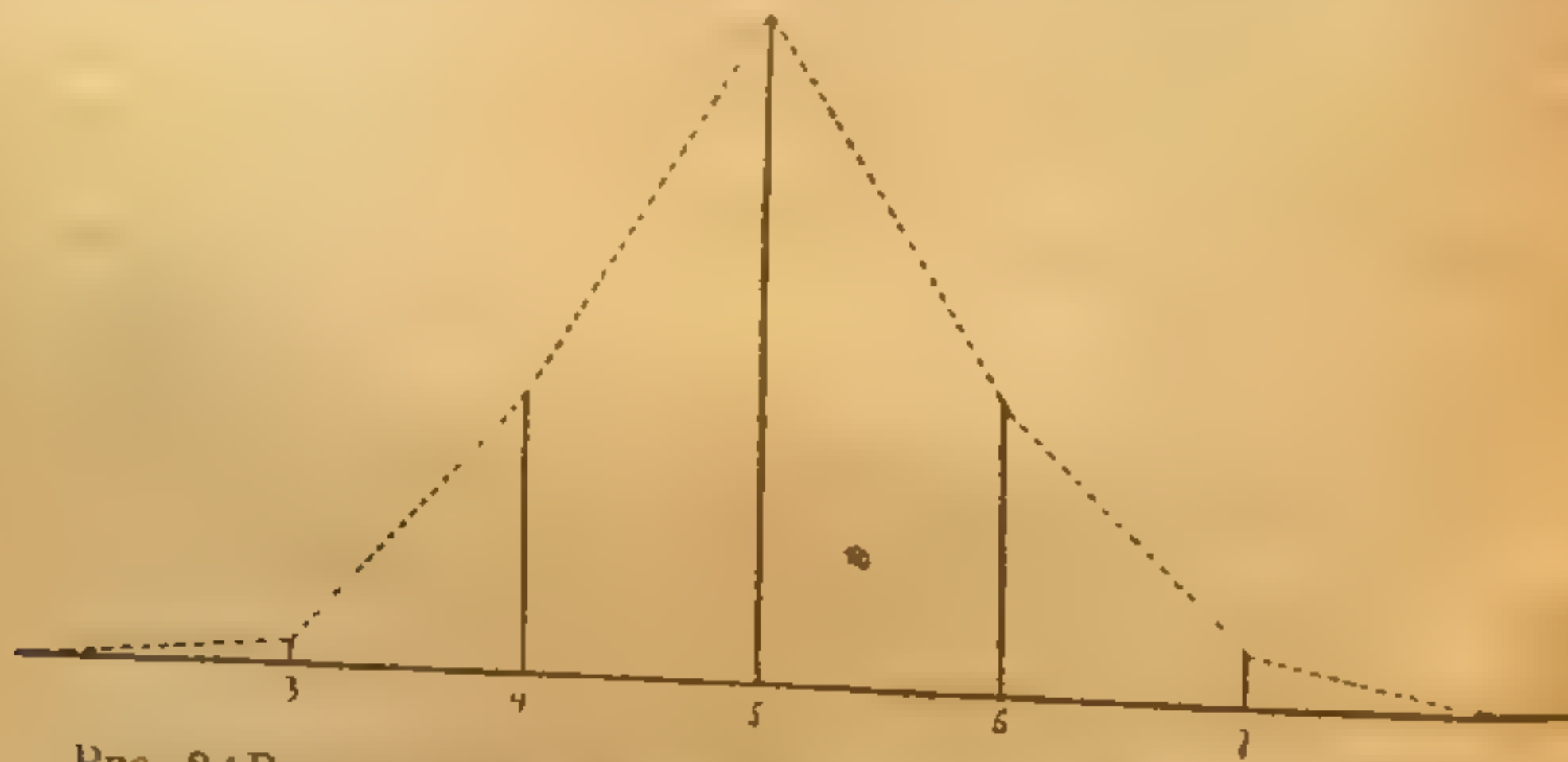


Рис. 2. Вариационная кривая числа пар листочков у акации.

иллюстрирует в то же время закон Кетлэ, показывая постепенное увеличение числа вариантов от начала к середине ряда, туда, где приходится средняя величина (равная в данном ряду 5,046 листочка), и затем последовательное уменьшение их числа к другому концу этого ряда.

Заметим, что взятый нами пример относится к числу тех случаев, когда каждая варианта выражается непременно целым числом и ника-

ких дробных величин быть не может. То же самое имеет место тогда, когда дело идет о числе каких-нибудь образований (например, чешуй, тычинок и т. п.), при чем в этих случаях говорят обычно о *целых или определенных вариантах* ¹⁾.

Противоположностью целых вариант являются *классовые варианты* ²⁾, когда сделанные измерения выражаются не только в целых, но и (гораздо чаще) в дробных величинах, как это почти всегда имеет место при измерениях роста, веса и т. п. Здесь вместо строго определенного распределения целых вариант приходится разбивать сделанные измерения по классам уже чисто искусственно, соединяя в один класс все величины от и до такого-то предела. Таким образом, число особей каждого класса нужно ставить здесь уже не под той или иной величиной варианты, а между двумя величинами, являющимися границами класса, как видно из следующего примера, представляющего измерения длины 1000 листьев дуба в сантиметрах:

Длина..	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Число ли- стьев . .	3	12	38	55	90	115	153	131	135	114	82	42	15	11	4	

Таким образом, в первый класс здесь относятся листья длиною от 3 до 4 см. (3), во второй—длиною от 4 до 5 см. (12), в третий—длиною от 5 до 6 см. (38) и т. д.

Для того, чтобы графически изобразить классовую вариацию, поступают уже несколько иначе. Здесь также намечают на горизонтальной линии (оси абсцисс) точки, отвечающие границам классов, но не ограничиваются восстановлением из них перпендикуляров (ординат), а строят между каждой парой таких точек прямоугольник, отвечающий каждому классу, при чем числу особей в последнем соответствует (также в миллиметрах или долях его) высота данного прямоугольника. В результате подобного построения мы получаем многоугольник в виде лестницы, так как здесь имеет место изображение вариант уже не в виде линий, а в виде площадей. Рис. 3 и изображает подобный «лестничный многоугольник» для ряда листьев дуба, который мы только что привели.

Такие «лестничные многоугольники» так же прекрасно иллюстрируют закон Кетлэ, как и вариационная кривая. Впрочем, из такого многоугольника легко сразу получить вариационную кривую, если соединить прямыми линиями средние точки верхних сторон всех прямоугольников, как это показано пунктиром на рис. 3. При этом

¹⁾ Integral variates англичан, diskrete Varianten немцев; Вольтерек (37) недавно предложил для них еще более удачное название — Zahlvarianten, т. е. числовые варианты, изменения в числе.

²⁾ Graduated variates англичан. Klassen-Varianten немцев; Вольтерек называет их Gradyvarianten, т. е. изменения в степени.

классовая вариация как бы превращается в определенную, для чего мы принимаем за величину каждого класса среднюю величину его между двумя крайними пределами (3,5 см.—4,5 см.—5,5 см. и т. д. во

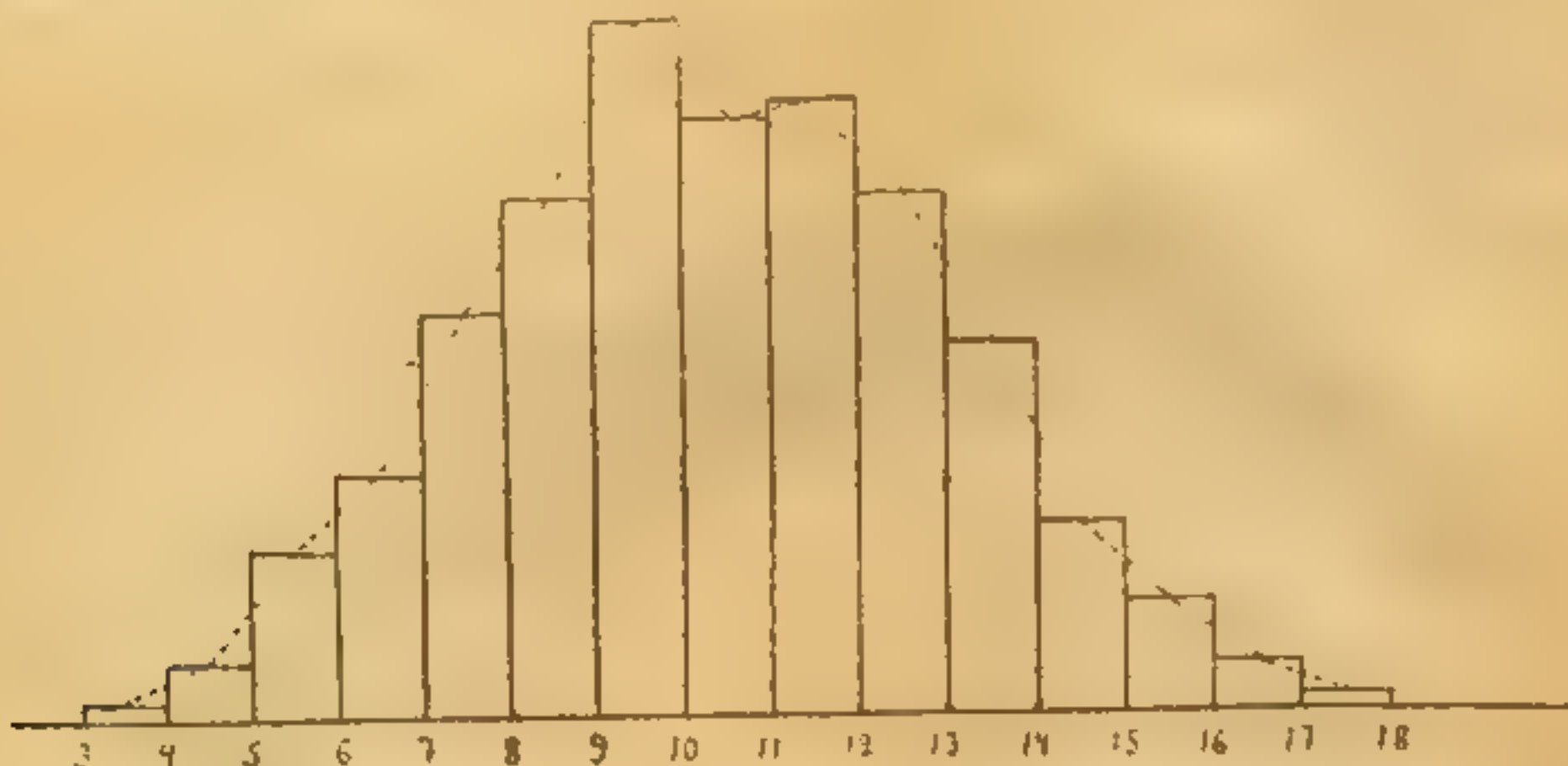


Рис. 3. Вариационный многоугольник длины листьев дуба.

взятом нами примере). Можно даже вообще не строить прямоугольников и ограничиться восстановлением перпендикуляров, длина которых отвечает числу особей каждого класса, на равном расстоянии между

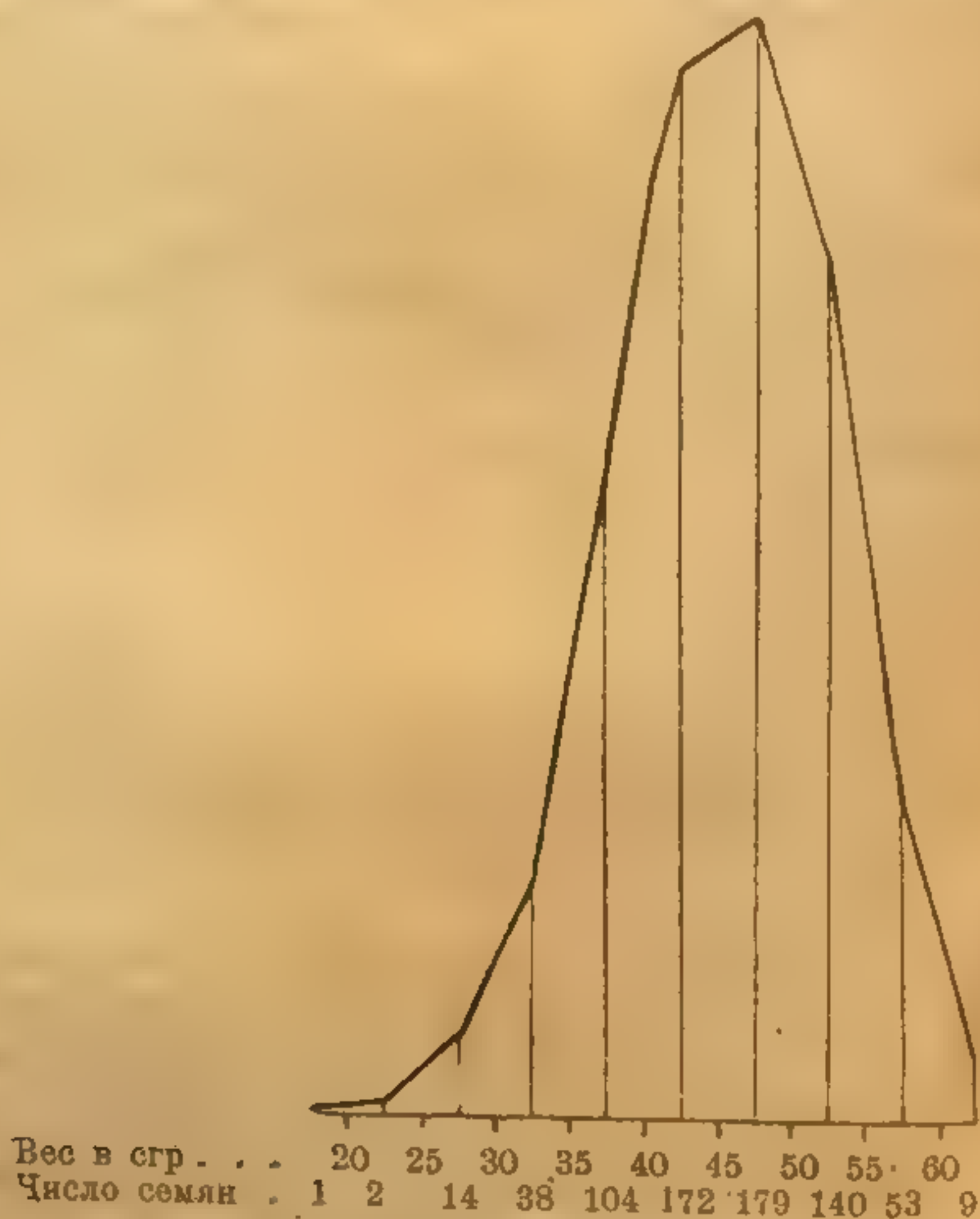


Рис. 4. Вариационная кривая веса семян фасоли.
По Иогансену из Баура.

точками, отвечающими границам классов на оси абсцисс, как это и сделано на рис. 4, изображающем кривую веса семян фасоли в санти-

граммах по Иоганнсену. Последний способ является менее инструктивным, но, пожалуй, даже более употребительным и удобным.

Те вариационные кривые, которые изображены на наших рис. 2, 3 и 4, являются, строго говоря, отнюдь не кривыми, а только многоугольниками, почему некоторые и предпочитают говорить о *вариационных многоугольниках*. Однако каждый из них легко может быть преобразован в типичную кривую, если несколько сгладить неровности, получающиеся в месте соединения прямых линий. К тому же, если начать строить такие вариационные многоугольники для последовательных степеней бинома $(1 + 1)$, то с увеличением степени и числа сторон мы получим все большее и большее приближение их к той идеальной или нормальной вариационной кривой, которую построил еще Кетлэ (см. далее рис. 16, на котором она изображена в построении Иоганнсена). Такая идеальная вариационная кривая и является наилучшим графическим изображением закона Кетлэ, проводить же различие между вариационным многоугольником и вариационной кривой на основании всего изложенного здесь представляется нам совершенно излишним.

Теперь нам следовало бы перейти к выяснению наиболее существенных элементов каждого вариационного ряда и вариационной кривой, но предварительно мы должны остановиться на другом вопросе, именно на вопросе о причинах того основного явления количественной изменчивости, находящего себе выражение в законе Кетлэ, с которым мы сейчас познакомились. В самом деле, чем может быть объяснено, что каждая количественная особенность живых существ не проявляется в одном неизменном виде, а широко варьирует между своими крайними пределами, как бы стремясь от них к ее средней величине?

Некоторые склонны видеть в этом явлении нечто особенное, специально свойственное лишь живым существам и резко отличающее их от тел мертвой природы, однако с подобной точкой зрения трудно согласиться. Дело в том, что наличность индивидуальных различий присуща решительно всем телам и явлениям природы и объясняется множественностью причин или факторов, вызывающих каждое явление, создающих то или иное тело природы, в том числе и каждый отдельный организм.

В самом деле, если то или иное следствие возникает под влиянием только одной причины, одного единственного фактора, то, конечно, подобные следствия, сколько бы раз они ни возникали, будут всегда подобны друг другу. Однако, в природе этого никогда не бывает, так как каждое явление всегда зависит не только от одной основной причины, но и от множества дополнительных, независимых друг от друга факторов, различные комбинации которых и придают каждому случаю данного явления особенный или, как обычно выражаются, индивидуальный характер. Таким образом, закон множественности причин или

факторов ответствен за явление индивидуальности, почему последнее присуще всем телам и явлениям природы; он же в частности обуславливает и то основное явление изменчивости организмов, которое находит себе выражение в законе Кетлэ.

В частности для объяснения закона Кетлэ и вытекающей из него вариационной кривой Гальтоном (2) был сконструирован чрезвычайно остроумный аппарат, изображенный на нашем рис. 5 и прекрасно

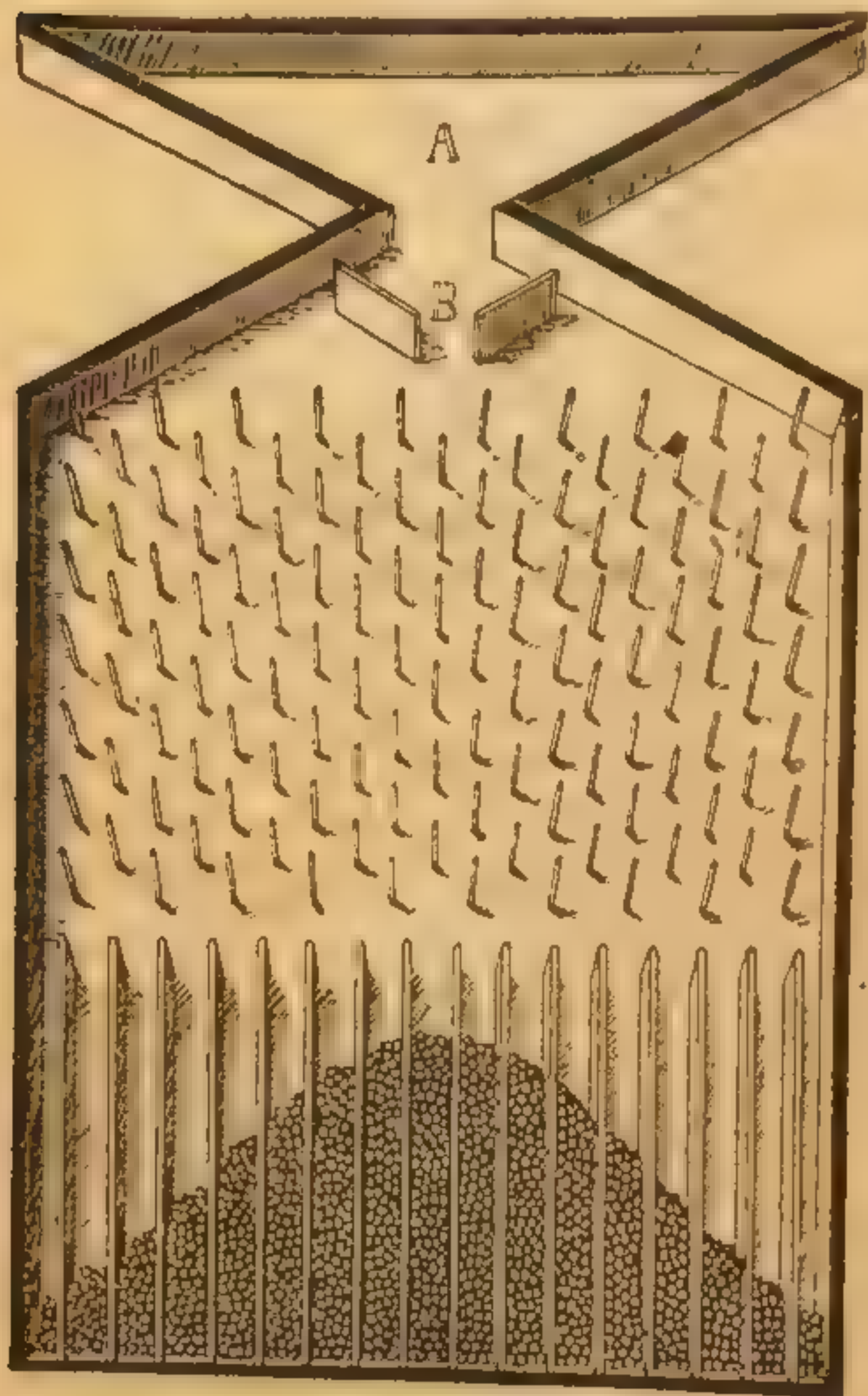


Рис. 5. Аппарат Гальтона.—Из Баура.

иллюстрирующий значение множественности причин при возникновении данного явления. Как видно на рисунке, этот аппарат представляет собою ящик, в котором внизу отделены перегородками 15—20 отделений, наверху устроено узкое отверстие в виде воронки, а между ними расположены ряды вертикально поставленных игол. Если теперь мы поставим ящик наклонно и начнем сыпать через отверстие дробь, то дробинки расположатся в отделениях неравномерно и образуют в своей совокупности, как видно на рисунке, типичную вариационную кривую.

Чем вызывается это явление? Если бы не было игол, дробь скопилась бы только в двух, трех средних отделениях, на которые приходится вершина кривой. Однако в действительности отдельные дробинки встречают препят-

ствия в виде игол и уклоняются от середины в сторону, при чем в боковые отделения попадает тем меньше дробей, чем дальше они от середины, так как, чтобы уклониться далеко в сторону, необходимо встретить много односторонних препятствий, что случается лишь с немногими дробинками.

То же самое имеет место и в природе. Каждый из изменчивых признаков стремится при развитии к своей средней, типичной для него величине. Однако в этом стремлении он сталкивается с рядом воздействий из окружающей среды, и не все особи могут при этом развить в себе среднюю величину данной особенности. Большинство все же получает близкую к ней величину подобно большинству дробинки, так как разносторонние воздействия внешнего мира при развитии их как

6. Ваткин
лишь единично
особенности к
В чем
купи дробинки

Рис.
выро
особенных
приходится
климатическ
обозначают
к это
в своей кн
В. М. Мич.

бы взаимно погашаются. Однако известная часть особей получает лишь односторонние воздействия и уклоняется по развитию данной особенности к одному из краев вариационной кривой.

В чем же состоят эти внешние воздействия, своего рода иглы на пути дробинки—организмов? Ответ на это, конечно, не может вызвать



Рис. 6. Одуванчик *Taraxacum dens leonis*. Части одного растения, выросшие одна на равнине, другая в горах.—По Боннье из Баура.

особенных сомнений. Сюда относятся все те условия, среди которых приходится жить организмам, т. е. температура, влажность, другие климатические факторы, питание,—словом, все то, что обыкновенно обозначают под именем *внешних условий*.

К этому заключению пришел еще Дарвин, останавливавшийся в своей книге о прирученных животных и возделываемых растениях (1)

Именч. и методы ее изуч.

на вопросе о причинах изменчивости. «Изменчивость органических существ при одомашнении, говорит он, несмотря на свою общность, не составляет однако необходимого спутника развития или размножения, но зависит от условий, которым подвергались родители. Всякого рода перемены в условиях существования, даже чрезвычайно легкие, часто бывают достаточны, чтобы обусловить изменчивость... Некоторые изменения являются вследствие прямого действия окружающих условий на весь организм или только на некоторые части его, а другие изменения обуславливаются косвенным образом чрез нарушение воспроизводительной системы... Причины, ведущие к изменчивости, действуют на зрелый организм, на зародыш и, как мы имеем основание предполагать, на оба половые элемента еще до оплодотворения». Вывод этот нашел себе полное подтверждение в работах всех последующих исследователей. Приведем теперь из большого числа относящихся сюда работ некоторые примеры, наглядно иллюстрирующие и доказывающие зависимость изменчивости от влияния внешних условий.

Наилучшие примеры подобного рода касаются растений, у которых зависимость от внешних условий особенно велика, при чем и сказывается она обыкновенно довольно скоро. Так, можно подвергнуть многие растения действию иных климатических условий и наблюдать при этом, как быстро изменяется весь их облик, который однако приобретает прежний характер, если измененные условия заменяются старыми.

Много опытов подобного рода произвел французский ботаник Боннье (7), изучавший приспособление растений к альпийскому климату. На рис. 6 мы видим два растения, не только относящиеся к одному виду одуванчика (*Taraxacum dens leonis*), но и представляющие собою потомство одной единственной особи, разделенной на две части (у этой формы широко распространено бесполое размножение): только один из подобных отрезков был культивирован Боннье на равнине и дал более крупную, нормальную особь, другой же рос высоко в горах и превратился в карликовое растение. Если теперь его вернуть снова на равнину, то следующее поколение примет там свой нормальный характер¹⁾.

Вопросом о влиянии внешних условий на растения и о возникающих под этим влиянием «метаморфозах», т. е. изменениях их органов в течение индивидуальной жизни, занимались особенно много ботаники Гёбель и Клебс. В их работах, из которых можно особенно назвать «Органографию растений» Гёбеля (16) и «Произвольное изменение растительных форм» Клебса (17), мы можем найти

¹⁾ Интересно, что опыт подобного рода недавно удалось проделать и с одним представителем животного царства. Бабочка *Erebia ligea* из семейства сатирон имеет особую разновидность (*var. adule*), которая водится в Лапландии и отличается меньшей величиной и некоторыми другими особенностями. Зельцер (27) вывел из яиц этой лапландской формы в Гамбурге бабочек, которые имели вид типичных *Erebia ligea*.

ряд чрезвычайно instructивных примеров тех изменений, которые возникают в растении под влиянием окружающей среды.

Не ограничиваясь установлением данного явления в его общих чертах, Клебс произвел специальное вариационно-статистическое исследование вопроса о том, как отражается изменение во внешних условиях на изменчивости различных особенностей у некоторых растений из семейства толстянковых—*Sedum* и *Sempervivum* (18). И здесь наблюдалась самая тесная зависимость между изменчивостью того или иного признака и изменениями во внешних условиях, при чем нередко можно было подметить увеличение или уменьшение изменчивости данной особенности, если растения попадали в различные условия. Все это иллюстрируется Клебсом при помощи соответствующих таблиц и кривых, из которых мы приведем только одну, изображенную на нашем рис. 7. Дело идет при этом о числе тычинок у *Sedum spectabile*, при чем кривая *a* изображает колебания их числа у 1370 цветков при нормальном освещении, а кривая *b*—то же самое у 405 цветков в красном свете. При этом не только резко меняется общий размах колебаний (4—10 в одном случае, 4—6 в другом), но и средняя величина (6,81 для кривой *a*, 4,99 для кривой *b*), и обе кривые, как видно на рисунке, резко различны. Конечный вывод, к которому на основании этих опытов приходит Клебс, это, что вариационная кривая каждой особенности не является чем то строго постоянным, а представляет из себя нечто очень изменчивое под влиянием различных внешних условий, среди которых особенно важную роль играют условия питания.

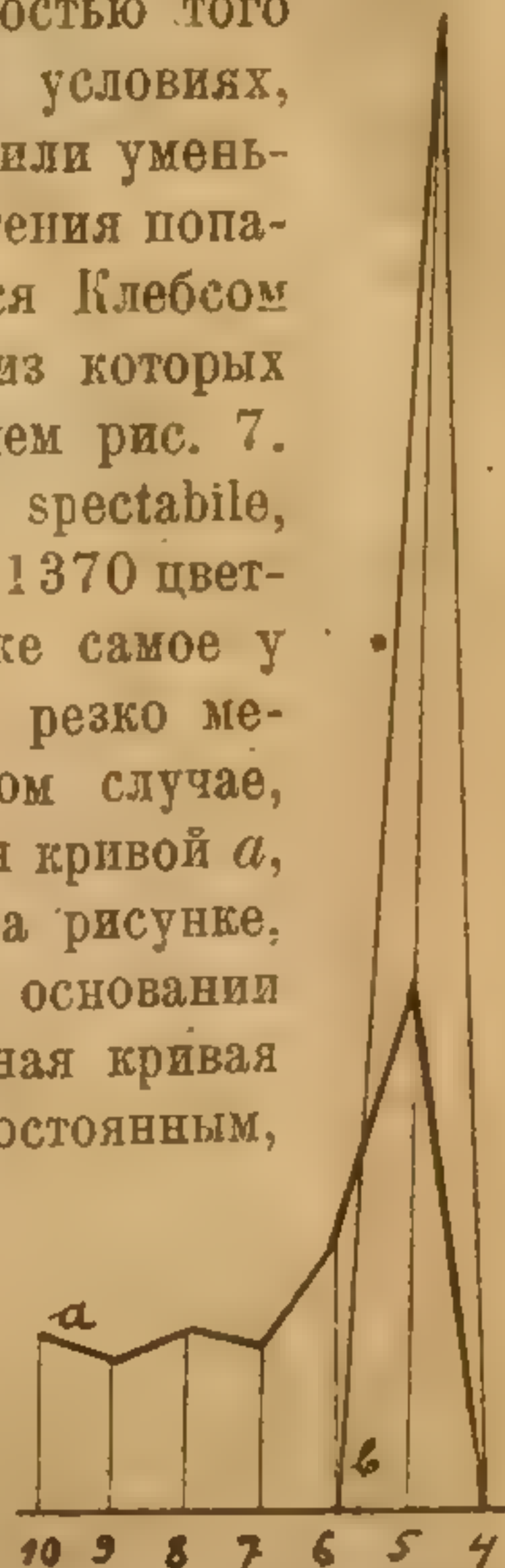


Рис. 7. Вариационные кривые числа тычинок у *Sedum spectabile*: *a*—при нормальном освещении, *b*—в красном свете.—По Клебсу.

Среди представителей животного царства случаев резкого изменения под влиянием внешних условий известно меньше, чем у растений, однако и здесь имеется целый ряд форм, у которых подобная зависимость от внешней среды выступает чрезвычайно ясно. К числу таких форм относятся насекомые, особенно бабочки, над которыми был проделан ряд интереснейших опытов в этом направлении.

Давно уже различие в окраске между весенним и летним поколением бабочек, наблюдающееся у некоторых видов (так называемый сезонный диморфизм), заставило предположить, что между окраской насекомого и температурой окружающей среды существует определенная связь, однако чисто опытным путем это удалось доказать впервые Дорфмейстеру (10) и Вейсмани (34). В частности Вейсман экспериментировал с формой, у которой сезонный диморфизм выражен особенно резко, именно с одной из наших обыкновенных дневных бабочек *Vanessa*

levana-prorsa. Двойное видовое название этой формы возникло из-за того, что первоначально весеннее и летнее поколение этой бабочки были описаны в качестве самостоятельных видов рода *Vanessa*. Действительно, как видно на рис. 8, они резко различаются по своей окраске: весеннее поколение, выходящее из перезимовавших куколок, или так называемая левана рыжего цвета, тогда как летнее поколение или прорза — черного цвета. Вейсманн показал, что различие это вызывается различием температур, при которых развиваются куколки (у леваны зимой, у прорзы летом), при чем в его опытах ему удалось, подвергая охлаждению куколок, долженствовавших дать черных прорз, получить из них рыжих леван и (с несколько большим, правда, трудом) под влиянием повышенной температуры получить вместо леваны прорзу.

В гораздо более широком масштабе эти опыты с влиянием температуры во время куколочной стадии на окраску бабочек были произведены Штапфуссом (28), Фишером (11—14) и некоторыми другими. При этом нередко брались формы, у которых уже нет сезонного диморфизма, и тем не менее и у них более высокая или более низкая температура, действовавшая на куколку, вызвала заметное изменение в окраске взрослой формы. Если куколки подвергались не особенно сильному охлаждению (от $+10^{\circ}$ до 0°) или также не очень сильному нагреванию (36° — 41°), то из них получались не особенно сильно измененные формы, которые в некоторых случаях обнаруживали сходство с местными (северными или южными) разновидностями данного вида. Более сильный жар (42° — 46°) или холод (от 0° до -20°) действует иначе и притом совершенно одинаково, вызывая появление очень сильно измененных форм, при чем подобные формы, попадающие иногда, как большая редкость и в природе, носят название «аббераций».

В некоторых случаях, подвергая куколок различному охлаждению или нагреванию и соответственно изменяя продолжительность действия той или иной температуры, удавалось получить как бы ряд постепенных переходов, которые вели от нормальной к наиболее сильно измененной форме или абберации. Рис. 9 изображает подобный ряд, полученный Фишером в его опытах с траурницей (*Vanessa antiopa*), при чем этот ряд постепенно приводит к крайней абберативной форме *hugiae* (7, 8). Таким образом, мы видим здесь появление типичного вариационного ряда под влиянием пониженной температуры.

Выше мы упоминали, что Клебс придает главное значение среди различных внешних условий, вызывающих изменения у растений, питанию: так же смотрели на это Дарвин, де-Фриз и многие другие. В животном царстве также известен ряд случаев, где изменчивость вызывается именно условиями питания и сюда относятся прежде всего опыты Пикте (25), объектом которых были тоже различные бабочки. При этом Пикте заставлял гусениц питаться вместо того растения, которое является для них нормальным кормом, каким-нибудь иным,



Рис. 8. *Vanessa levana-prorsa*: слева рыжая весенняя, справа черная летняя форма. — Из Холодковского



Рис. 9. Изменения окраски траурницы (*Vanessa antiopa*) под влиянием действия низкой температуры на куколок, представляющие ряд постепенных переходов от нормально окрашенной формы (1) к *ab. hugiaea* (7, 8). — По Фишеру из Моргана.

обыкновенно довольно отличным от первого. Результатом подобной перемены в тех случаях, когда гусеницы не отказывались от непривычного для них корма, являлось довольно сильное изменение окраски и размеров взрослого насекомого, так что пища гусеницы отражается на



Рис. 10. Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar*): 1 и 2—нормальные самец и самка, 3 и 4—самец и самка первого поколения, 5 и 6—самец и самка второго поколения при кормлении их гусениц свежими листьями. По Пикте из Моргана.

последнем не менее, чем температурные условия, при которых развивается куколка. Один из опытов этого рода над непарным шелкопрядом изображен на нашем рис. 10, при чем мы видим здесь изменение



Рис. 11. Изменения высоты головного шлема у *Hyalodaphnia* по месяцам.— По Вольтеру из Гольдшмидта.

окраски в сторону ее побледнения (альбинизма), тогда как в других опытах, напротив, имело место потемнение насекомого или меланизм.

Подобно тому, что мы видели выше у некоторых растений в опытах Клебса, условия питания могут и у животных сильно изменять вариационную кривую, заметно сдвигая при этом ее среднюю

величину. Именно это явление наблюдал Вольтерек, изучавший изменчивость различных особенностей у дафний (36). Высота их головного шлема, например, изменяющаяся довольно сильно в течение года по месяцам (рис. 11), находится в самой тесной зависимости от условий питания, что наглядно видно, если вычертить кривые изменения этой особенности при различных условиях питания и нанести на них и среднюю величину шлема в каждом таком случае (рис. 12— m_1, m_2, m_3).

Впрочем, влияние питания принадлежит к числу столь общезвестных явлений, что для иллюстрации его достаточно обратиться к нашим обыкновеннейшим домашним животным, и у них мы найдем богатый материал, который при желании может быть использован для построения самых различных вариационных кривых. Достаточно вспомнить различие во внешнем виде хорошо откормленного и голодавшего животного, чтобы это стало совершенно ясно и без длинных пояснений.

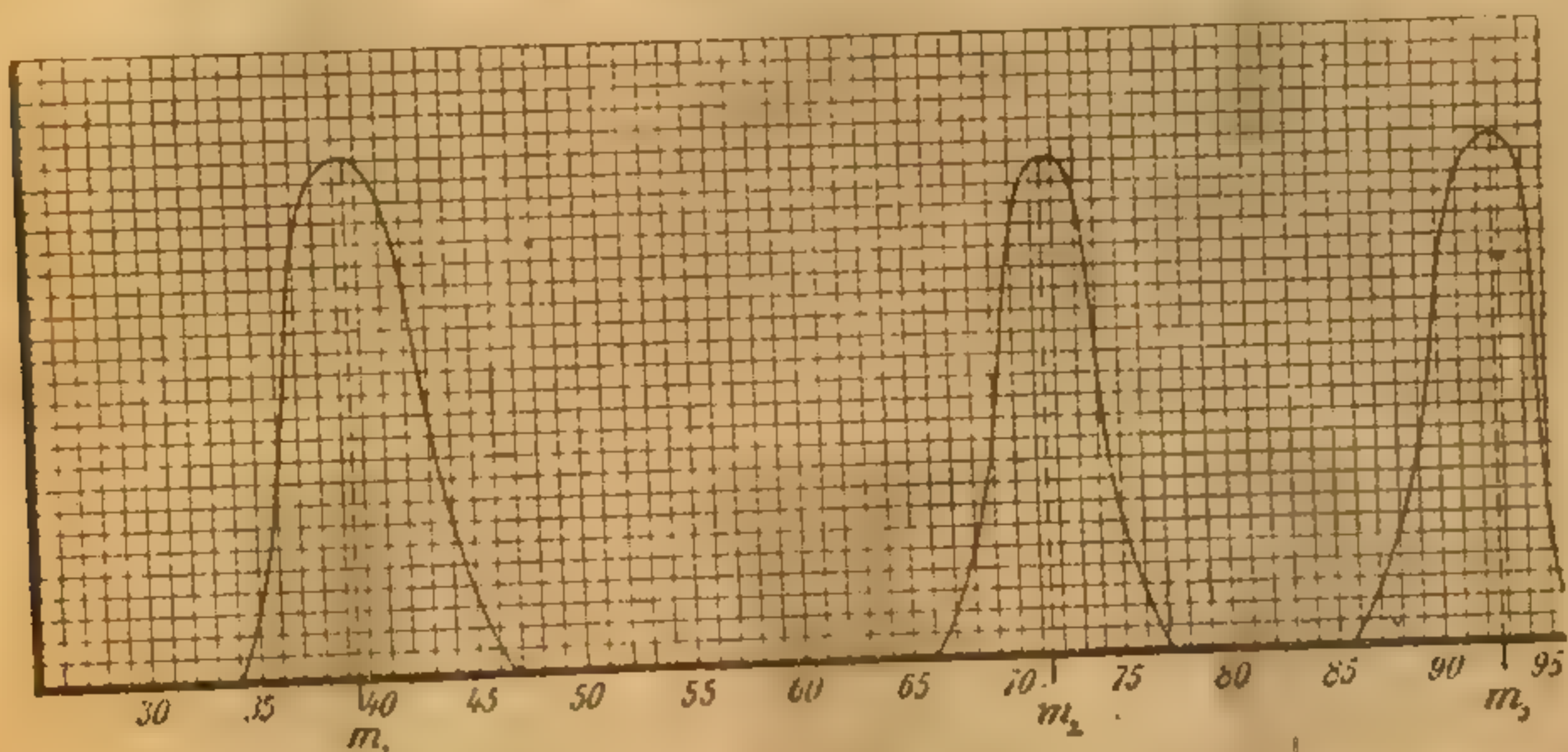


Рис. 12. Кривые высоты головного шлема у *Hyalodaphnia* при различных условиях питания.—По Вольтерек на Гольдшмидта.

Конечно, температура и питание не являются единственными факторами, от которых зависит изменчивость животных. Кроме них имеется и ряд других, одно перечисление которых завело бы нас очень далеко. Почему в заключение мы остановимся здесь только на одном, именно на химическом составе той среды, в которой живут морские животные, т. е. на содержании в ней различных солей.

Наиболее резкое изменение под влиянием этого фактора было давно уже описано Шманкевичем (26) у рачка *Artemia salina*, который живет в соляных водоемах и сильно реагирует на изменение концентрации соли в воде. Если количество последней увеличивается, то через несколько поколений, по Шманкевичу, из *Artemia salina* получается форма с признаками другого вида, именно *Artemia muhlhauseni*. Напротив, если концентрация солей постепенно понижается, то у артемий появляются признаки другого рода, именно *Branchipus*: задняя часть брюшка или так называемый *postabdomen* становится из

8-членистого 9-членистым и на конце его вместо коротких хвостовых лопастей появляется длинная усеченная щетинками вилка. Последующие исследователи не подтвердили этих наблюдений Шманкевича, и одно время они считались ошибочными, однако недавно Гаевская (15), перепроверив этот вопрос, подтвердила справедливость всех данных



Рис. 13. Изменения в задней части брюшка у *Artemia salina* с уменьшением содержания соли в воде: 1 — конец брюшка при концентрации соли 22° по Боме, 2 — то же при 18°, 3 — то же при 12°, 4 — при 7°, 5 — при 4°, 6 — при 3° — по Гаевской.

Шманкевича о приближении признаков *Artemia salina* с уменьшением содержания соли в воде к признакам рода *Branchipus*. На рис. 13 мы видим те изменения, которые происходят при этом, согласно Гаевской. в задней части брюшка этой формы, при чем и здесь получается типичный вариационный ряд.

Чрезвычайно удобным объектом для различных опытов с влиянием тех или иных агентов на организм являются личинки иглокожих и других форм, метаморфоз которых протекает в морской воде. Влияние различных факторов на изменчивость подобных личинок изучалась Верноном (30) и особенно Петером (20, 21), при чем оба они пришли здесь к тому же самому результату, т. е., что между изменчивостью и внешними влияниями существует самая тесная зависимость, так что возможно заметно усилить или ослабить степень изменчивости, подвергая подобных личинок действию тех или иных раздражителей.

Большая роль внешних условий в вызове к жизни различных индивидуальных изменений становится очень ясной, если сравнить изменчивость молодых, только что вышедших из яйца или семени организмов с изменчивостью взрослых половозрелых особей того же вида. Исследование в этом отношении некоторых низших ракообразных (дафний и циклопов) показало мне, что молодые, только что появляющиеся на свет формы значительно менее изменчивы по всем своим особенностям, чем взрослый организм (22). То же самое было найдено в нашей лаборатории Киселевым для некоторых растительных объектов, а Зуйтиным—у комаров. В то же время для изменчивости различных полов не может быть установлено какого-нибудь общего правила: самцы и самки у одних видов характеризуются одинаковой изменчивостью, у других же изменчивость одного пола больше, другого меньше, в зависимости от биологических условий жизни каждого вида (23).

Все приведенные здесь факты с несомненностью говорят за то, что между индивидуальной изменчивостью, с одной стороны, и влиянием внешних условий, с другой, существует самая тесная связь. Однако нет ли и каких-нибудь других источников данного явления?

Известный теоретик наследственности Вейсманн давно уже (35) высказал мысль, которую он проводил затем и в своих позднейших работах, именно, что изменчивость в значительной степени обуславливается смешением наследственных субстанций (зародышевых плазм) отца и матери во время оплодотворения. Справедливость подобного предположения может быть проверена лишь путем специальных статистических исследований, которые были произведены значительно позже. Однако такие исследования не подтвердили этого предположения Вейсманна и при сравнении изменчивости форм, произошедших путем партогенеза, с изменчивостью таких же форм, но возникших путем полового акта, не удалось подметить какого-нибудь особенного различия между теми и другими. Подобные исследования были произведены Варреном по отношению к дафниям (32) и тлям (33), Кастилем и Филлипсом по отношению к трутням и работницам нашей обыкновенной пчелы (8), Пирсоном, Ли и Райтом по отношению к осям (19), Кэстлем и его сотрудниками по отношению к мухе *Drosophila*.

а с уменьше
на рис. 13
этом, согласи
чем я здесь

sophila ampelophila (9), наконец, Уолтоном по отношению к водоросли *Spirogyra inflata* (31)—и всюду с одинаковым результатом. Не подтверждающим взгляда Вейсмана. У дафний, например, произошедшие партеногенетическим путем особи были даже более изменчивы, чем те, которые возникли путем полового акта, у ос наибольшей изменчивостью отличались работницы (возникают, как известно, половым путем), за ними следуют самцы (возникают путем партеногенеза) и, наконец, наименьшей изменчивостью отличаются самки (возникающие также в результате оплодотворения). Таким образом, следует вопреки Вейсману признать, что происхождение из оплодотворенных или неоплодотворенных яиц, т. е. наличие или отсутствие смещения различных наследственных субстанций, не отражается на индивидуальной изменчивости¹⁾.

Значит ли это, однако, что последняя обуславливается всецело внешними влияниями, и внутренние факторы, заложенные в самом организме, лишены при этом какого-либо значения? Конечно, отнюдь нет, так как для изменчивости, являющейся своего рода ответом организма на внешние воздействия среды, организм, конечно, значительно важнее, чем среда. Это вполне ясно сознавал уже Дарвин (1), писавший, что «самый род изменений зависит в гораздо большей степени от природы или сложения самого существа, чем от свойства измененных условий», и остроумно сравнивавший в этом отношении организм с горючим веществом, а влияние среды лишь с искрой, ибо, «свойство пламени зависит от горючего вещества, а никак не от искры». Ту же самую точку зрения отстаивал позже Вейсман (34) и многие другие.



Рис. 14. Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata*. По Тоуэру.

Особенно ясно значение внутренних факторов изменчивости, участие в этом процессе самого организма, выступает, если мы сравним изменчивость нескольких близких друг к другу видов. Большой интерес в этом отношении представляет работа Тоуэра (29), посвященная американскому жуку *Leptinotarsa* из семейства листоедов, различные виды которого были чрезвычайно подробно исследованы Тоуэром и статистически и экспериментально с самых различных сторон.

Представители данного рода отличаются развитием темных пятен и полос на более светлой поверхности (рис. 14), при чем эта окраска

¹⁾ Скрещивание различных особей, как мы дальше увидим, играет важную роль при другом виде изменчивости, именно при изменчивости групповой (которой мы пока не касаемся), обуславливая даже всецело один из случаев ее (так называемые комбинации). На этом мы остановимся более подробно в предпоследней главе книги.

сильно варьирует не только у различных видов, но и среди представителей одного вида, находясь, как показали опыты Тоуэра, в самой тесной зависимости от внешних условий—температуры, влажности и проч. Однако, реакция различных видов на эти внешние воздействия в опытах Тоуэра была далеко неодинаковой, так что в этом отношении приходится различать более сильно и более слабо изменчивые виды.

Заметим, что по развитию темных и светлых полос на поверхности этих жучков Тоуэр различает 20 классов окраски, и приведем только один из его опытов, наглядно иллюстрирующий различную способность отдельных видов к изменчивости. Дело идет при этом о влиянии умеренно повышенной температуры (градусов на 6 выше нормы) на окраску насекомого, при чем в результате меняется более или менее характер вариацонной кривой и в ней заметно перемещается ее средняя (и наиболее частая) величина (напечатана ниже всюду жирным шрифтом). Этот опыт был произведен над двумя видами *Leptinotarsa* и дал следующие результаты:

Leptinotarsa decemlineata.

Класс окраски.	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Родители	1	2	5	20	42	18	9	2	1	—	—	—	—
Контрольн. формы	2	7	8	17	39	19	6	1	1	—	—	—	—
Опытные формы .	—	—	—	—	2	3	7	12	15	20	34	6	1

Leptinotarsa signaticollis.

Класс окраски.	10	11	12	13	14	15	16
Родители	—	3	4	7	16	50	20
Контрольные формы	—	1	5	8	18	46	22
Опытные формы	1	2	5	7	16	45	24

Таким образом, один из этих видов заметно реагирует на повышение температуры, тогда как у другого этого почти незаметно. Так же относятся *Leptinotarsa decemlineata* и *L. signaticollis* ко многим другим раздражителям: при этом всюду бросается в глаза большая изменчивость одного и меньшая другого. В природных условиях имеет место

то же самое: Тоуэр приводит таблицы изменения окраски этих жуков в одной и той же местности по годам, при чем и здесь средние величины для *L. decemlineata* перемещаются из одного класса в другой, а у *L. signaticollis* оказываются приуроченными почти к одному и тому же классу. Все это может быть объяснено, конечно, лишь чисто внутренним различием обоих видов в смысле их способности реагировать на идущие извне раздражения.

Совершенно ту же картину мы найдем всюду, где приведены данные относительно изменчивости близких друг к другу форм. Чтобы не увеличивать без нужды число приведенных примеров, укажем лишь на подобное же сравнение изменчивости личинок морских ежей, относящихся к родам *Echinus*, *Sphaerechinus*, *Strongylocentrotus* в работах Верпона (30) и Петера (20, 21). На основании ряда подобных данных последний автор приходит вообще к заключению, что «степень изменчивости различна для каждого вида, каждого органа, каждого признака и даже для каждой стадии развития, . . . так что можно различать в этом отношении более изменчивые и более постоянные виды, признаки и стадии».

Что это справедливо и для отдельных признаков, показывает мое исследование изменчивости у низших насекомых (*Collembola*), из которого вытекает, что признаки видовые более изменчивы, чем родовые, и вообще изменчивость каждой особенности тем больше, чем меньше группа, для которой она является характерной (24).

Таким образом, в заключение, мы можем сказать, что индивидуальная изменчивость, находящая свое выражение в виде вариационного ряда или вариационной кривой, есть свойство, присущее всем организмам и возникающее в результате постоянного влияния на них внешних условий и реакции организма на эти влияния.

средняя величина.
среднее уклонение.
Вс

В первой гл.
ипонного ряда.
средней величин
новлено понятие
чаях, классовых в
или каждому клас

Для всех этих
математическим
обозначать среднюю
варианту буквой \bar{x}

Так как средняя
арифметическое по
правило для вычисле
нужно помножить
отвечающую ей ча
разделить на обще
таться всегда, как
суммирования служ
формулу для вывода

ГЛАВА II.

Элементы вариационного ряда.

Средняя величина.—Медиана и мода.—Квартиль.—Уклонения от средней величины.
среднее уклонение, среднее квадратическое уклонение.—Коэффициент вариации.—
Вероятные и средние ошибки.—Способ моментов.

В первой главе мы познакомились уже с теми элементами вариационного ряда, которые различал в свое время Кетлэ, именно с его *средней величиной* и двумя крайними пределами. Там же было установлено понятие *вариант* (целых или определенных в одних случаях, классовых в других), при чем было указано, что каждой варианте или каждому классу их свойственна известная *частота*.

Для всех этих элементов мы дадим здесь определенные буквенные обозначения, которыми будем пользоваться и в дальнейшем, именно будем обозначать среднюю величину буквой M , любую произвольно взятую варианту буквой V и соответствующую ей частоту буквой p .

Так как средняя величина каждого ряда есть не что иное, как среднее арифметическое из всех его вариантов, то нетрудно установить и общее правило для вычисления средней величины в любом ряду: для этого нужно помножить величину каждой варианты (или каждого класса) на отвечающую ей частоту, все эти произведения сложить и их сумму разделить на общее число членов ряда, которое будет нами обозначаться всегда, как n . Напомнив, что в математике для обозначения суммирования служит обычно символ Σ , мы можем дать следующую формулу для вывода средней величины любого ряда:

$$M = \frac{\Sigma(V \cdot p)}{n}$$

Предположим, например, что при исследовании какого-нибудь признака мы получили для него следующие величины:

12, 14, 11, 13, 12, 12, 14, 13, 12, 11, 12;
12, 11, 12, 10, 11, 12, 13, 12, 13, 12, 12.

Это, несомненно, случай целых или определенных вариантов, который естественно распадается на 5 классов:

варианты (V)	10	11	12	13	14
частота (p)	1	4	11	4	2

Для определения средней величины пользуемся приведенной выше формулой и получаем:

$$M = \frac{10 \cdot 1 + 11 \cdot 4 + 12 \cdot 11 + 13 \cdot 4 + 14 \cdot 2}{22} = 12,09.$$

Возьмем другой пример, именно следующие данные:

3,2	4,5	5,2	5,6	6,0
3,8	4,7	5,2	5,7	6,2
4,1	4,9	5,3	5,8	6,4
4,3	5,0	5,3	5,8	6,7
4,3	5,1	5,4	5,9	7,3

В этом случае перед нами уже не определенная, а классовая вариация, которую можно разбить на различное число классов в зависимости от того, какова будет величина колебания в каждом классе. Разделим этот ряд на 9 классов, приняв *классовый промежуток*, как его называют, равным 0,5.

Тогда имеем:

классы	3,0—3,4	3,5—3,9	4,0—4,4	4,5—4,9	5,0—5,4	5,5—5,9	6,0—6,4	6,5—6,9	7,0—7,4
типичные варианты	3,2	3,7	4,2	4,7	5,2	5,7	6,2	6,7	7,2
частота	1	1	3	3	7	5	3	1	1

Принимая здесь за величину класса его центральную или типичную варианту, получаем согласно формуле:

$$M = \frac{3,2 \cdot 1 + 3,7 \cdot 1 + 4,2 \cdot 3 + 4,7 \cdot 3 + 5,2 \cdot 7 + 5,7 \cdot 5 + 6,2 \cdot 3 + 6,7 \cdot 1 + 7,2 \cdot 1}{25} = 5,24.$$

Конечно, для вычисления средней величины в более длинных рядах, в роде хотя бы ряда роста солдат по Кетлю, способ этот слишком кропотлив и неудобен. И, действительно, для вычисления M в больших рядах имеются другие, более удобные и сокращенные, приемы, но с ними мы познакомимся несколько дальше, в конце этой главы.

Установим здесь же, кроме понятия средней величины, еще два близких к ней понятия, именно медианы и моды. — *Медианой* называют ту варианту, которая является центральной во всем ряду и делит

его пополам. Так, в двух приведенных сейчас примерах величина медианы соответственно равна 12 и 5,2, в вариационном ряду чисел парных листочков у акации (рис. 2) медианой является вариант 5, а в ряду длины листьев дуба (рис. 3) длина листа в $10^{1,2}$ см. и т. д. *Модой* называют ту варианту или тот класс, который имеет наибольшую частоту: в примерах, приведенных в этой главе, она совпадает с медианой, в ряду роста солдат по Кетлэ (стр. 8) модой является рост в 67 дюймов, в приведенных выше рядах окраски *Leptinotarsa* по Тоуэру (стр. 27) мода напечатана всюду жирным шрифтом и т. д.

Как видно из этих примеров, и медиана и мода очень близки к средней величине каждого ряда. И, действительно, в идеальной кривой средняя величина (M), медиана (Med) и мода (Mo) совпадают друг с другом, и чем ближе кривая к нормальной, тем эти величины ближе друг к другу. Однако иногда они лежат сравнительно далеко друг от друга и их приходится поэтому различать.

Достаточно ли, однако, этих величин, т. е. средней величины (плюс медиана и мода) и двух крайних вариантов ряда, для характеристики последнего? Безусловно нет, так как крайние варианты (вообще говоря, встречающиеся реже всех других) легко могут остаться неизвестными, и мы никогда не можем быть уверены, что, даже изучив детально какой-нибудь ряд, мы не встретим впоследствии новых еще более крайних вариантов (что очень часто и имеет место в действительности), одной же средней величины, как ни важна последняя, еще очень мало для составления полного представления о данном ряде или кривой. Вот почему вскоре после появления работы Кетлэ делаются попытки найти другие характерные элементы вариационного ряда, кроме его средней величины, и одна из первых таких попыток принадлежит Гальтону (10, 11).

Гальтон исходил при этом не из средней величины ряда, а из его медианы, определяя однако ее не приблизительно, как это мы делали сейчас, а совершенно точно, т. е. учитывая десятые и сотые доли этой величины, как это делается теперь при вычислении M . При этом получалась совершенно точно та величина, которая делит число всех вариантов ряда на две половины: выше ее и ниже ее. В ряду солдат Кетлэ, например, точная величина медианы будет уже не 67, как мы принимали раньше, а 67,15 дюймов, так как 500 солдат имеют рост ниже этой величины и 500 солдат выше ее.

Не ограничиваясь подобным точным разделением ряда на две половины, Гальтон делил его затем на четыре части, определяя также совершенно точно, какая именно варианта делит первую и вторую половины ряда пополам, при чем эти варианты были названы им *квартлями*, и, следовательно, кроме медианы на каждом ряду определялся первый и второй или лучше первый и третий квартиль (q_1 и

q_3). На нашем рис. 1, изображающем вариационный ряд листьев лавровишни по де-Фризу, последним нанесены величины медианы (M), а также обеих квартилей (Q), равных здесь соответственно 92—105—115 мм. Если обратиться к ряду солдат Кетлэ, то в нем $q_1 = 65,38$ дюйма и $q_3 = 68,95$ дюйма, так как именно эти варианты вместе с медианой ($Med = 67,15$ дюйма) разбивают весь ряд на четыре равных части, на каждую из которых приходится по 250 особей.

Если кривая вполне симметрична, то, как было отмечено выше, медиана, мода и средняя величина совпадают, а оба квартиля должны отстоять от медианы на одну и ту же величину. Однако этого в эмпирических кривых обыкновенно не бывает и расстояния от медианы до обеих квартилей несколько различны, почему Гальтон и избрал разность между обоими квартилями за мерило изменчивости каждого вариационного ряда, за показатель большего или меньшего уклонения его от строения нормальной кривой.

Эта мера изменчивости получила название также квартиля, причем для вычисления ее Гальтон предлагает вычитать из величины q_3 величину q_1 , и затем делить полученную разность на два. Обозначая квартиль, как мерило изменчивости, буквой Q , мы получим следующую формулу для его вычисления:

$$Q = \frac{q_3 - q_1}{2}.$$

Применяя эту формулу к двум взятым выше примерам, мы без труда определим в них величину квартиля. В самом деле в ряде листьев лавровишни по де-Фризу $q_1 = 92$, $q_3 = 115$, значит

$$Q = \frac{115 - 92}{2} = 11,5 \text{ мм.};$$

в ряде роста солдат по Кетлэ

$$Q = \frac{68,95 - 65,38}{2} = 1,78 \text{ дюйма.}$$

Оба этих квартиля—числа именованные, и их нельзя непосредственно сравнивать друг с другом. Посмотрим поэтому, как каждый из них относится к своей медиане, т. е. выразим его в процентах от последней. При этом имеем:

для ряда лавровишни

$$\frac{Q}{Med} = \frac{11,5}{105} \text{ мм.} = 11^0 \text{ о.};$$

для ряда роста солдат

$$\frac{Q}{Med} = \frac{1,78}{67,15} \text{ дюйма} = 2,6^0 \text{ о.}$$

Отсюда наглядно видно, что первый ряд значительно более изменчив.

Таким образом, определение этого элемента вариационного ряда отнюдь не труднее определения средней величины, при чем оба они вполне могут служить для характеристики каждого ряда. Однако, несмотря на громадные преимущества квартиля в смысле простоты его вычисления, это мерило изменчивости не удержалось в вариационной статистике и скоро было заменено другим более совершенным, почему в настоящее время квартиль имеет лишь историческое значение ¹⁾.

Установлением этого нового и более совершенного, чем квартиль, мерила изменчивости наука обязана английскому математику Карлу Пирсону, заложившему в ряде своих работ основы современной вариационной статистики. Он впервые подошел к анализу вариационных рядов и кривых со строго математической точки зрения, однако, как совершенно правильно отмечает один из наших русских теоретиков статистики (А. А. Чупров), Пирсон не остался в этой области чистым математиком, а все время продолжал вести и самостоятельные биолого-статистические исследования, и это непрерывное сопрякосновение с практикой вариационно-статистического исследования и создало твердую почву для его математических построений. Вокруг Пирсона сгруппировался целый ряд последователей, нередко называемых «биометриками» по имени журнала, издаваемого с 1902 года Пирсоном под заглавием «*Biometrika*—журнал для статистического изучения биологических проблем» (2). Заслуги этого направления в области учения об изменчивости, как мы дальше увидим, довольно велики, однако дело не ограничилось только этим, и методика Пирсона перешла и в общую статистику, так что новая школа в теоретической статистике нередко называется теперь школой Пирсона.

Заметим, впрочем, что работы Пирсона носят такой характер, что они почти недоступны для лиц, не обладающих солидной математической подготовкой. Вот почему мы приводим в указателе литературы из них лишь главнейшие (16—25), что же касается до более доступных изложений методов Пирсона, то среди них можно указать на работы и книги Дункера (7), Эльдертон (9), Леонтовича (13), Орженцкого (15), Слуцкого (27), а также на выдающуюся по ясности изложения книгу Ноганисена (12). Незаменимым пособием при всякого рода вариационно-статистических вычислениях, требующих применения известных формул, является небольшая справочная книжка Дэвенпорта (4).

Итак, какое же мерило изменчивости в каждом вариационном ряду установил Пирсон вместо предложенного для этого раньше квартиля? Для этой цели служит теперь особая величина, называемая *сред-*

¹⁾ Мы все же должны не лишним остановиться здесь на способе вычисления квартиля, так как с ним можно встретиться во многих более старых работах.

ним квадратическим *уклонением* ¹⁾ и обозначаемая обычно греческой буквой σ (сигма), способ вычисления которого был предложен Пирсоном в одной из его первых работ (16). В виду важности этого понятия для всего учения об изменчивости мы должны остановиться на нем более подробно.

Выше мы уже имели дело с понятием *уклонения от средней величины*, которое в большей или меньшей степени свойственно каждой вариате или каждому классу их, так что вместо распределения вариант в ряду можно говорить о распределении в нем этих уклонений. Возьмем, например, те два более простых вариационных ряда, с которыми мы имели дело в начале главы, и для простоты примем, что их средние величины равны 12,1 (вместо 12,09) и 5,2 (вместо 5,24). Тогда каждый из этих рядов можно переписать в виде следующих уклонений от его средней величины:

$$\begin{array}{l} \text{I ряд} \\ \text{уклонения} \quad -2,1 \quad -1,1 \quad -0,1 \quad +0,9 \quad +1,0 \\ \text{частота} \quad \quad 1 \quad \quad 4 \quad \quad 11 \quad \quad 4 \quad \quad 2 \end{array}$$

$$\begin{array}{l} \text{II ряд} \\ \text{уклонения} \quad -2,0 \quad -1,5 \quad -1,0 \quad -0,5 \quad 0 \quad +0,5 \quad +1,0 \quad +1,5 \quad +2,0 \\ \text{частота} \quad \quad 1 \quad \quad 1 \quad \quad 3 \quad \quad 3 \quad \quad 7 \quad \quad 5 \quad \quad 3 \quad \quad 1 \quad \quad 1 \end{array}$$

Варианты меньше средней величины имеют уклонения от нее со знаком $-$, варианты больше средней величины образуют уклонения со знаком $+$. Если мы сложим теперь все уклонения ряда, помножив каждое из них на соответствующую частоту, то убедимся, что сумма отрицательных и сумма положительных уклонений от M равны друг другу, т. е. алгебраическая сумма всех уклонений от средней величины равна нулю, или, обозначая любое уклонение от M греческой буквой α (альфа),

$$\sum p \alpha = 0.$$

Последнее, конечно, вполне понятно, так как средняя величина и есть тот пункт, в котором как бы уравниваются все противоположные друг другу уклонения (см. дальше рис. 15).

Можно, однако, не обращать внимания на знаки уклонений и складывать их абсолютные величины независимо от того, в какую сторону они расположены от M , т. е. брать уже не алгебраическую, а арифметическую сумму уклонений. Если таким образом мы сложим все уклонения какого-нибудь ряда и разделим полученную сумму на число членов ряда (n), то получим среднее арифметическое уклонение

¹⁾ Standard deviation английских авторов, Standardabweichung по немецки.

или просто *среднее уклонение* ряда (d). В приведенных выше рядах величина среднего уклонения такова:

$$I \quad d = \frac{2,1 \cdot 1 + 1,1 \cdot 4 + 0,1 \cdot 11 + 0,9 \cdot 4 + 1,9 \cdot 2}{22} = 0,65$$

$$II \quad d = \frac{2,0 \cdot 2 - 1,5 \cdot 2 - 1,0 \cdot 6 - 0,5 \cdot 8 - 0,7}{25} = 0,65$$

Таким образом, вычисляя среднее уклонение, мы просто отбрасываем знаки отдельных уклонений от средней величины и берем лишь их абсолютные величины. Однако от знаков можно избавиться и иначе, возведя каждое отдельное уклонение в квадрат, так как квадрат как положительной, так и отрицательной величины представит из себя всегда величину положительную.

Именно так и поступают при вычислении среднего квадратического уклонения: величину каждого отдельного уклонения от средней величины возводят в квадрат, умножают на соответствующую частоту и все эти произведения складывают друг с другом. Теперь необходимо лишь полученную сумму разделить на число членов ряда и затем извлечь из полученного частного квадратный корень и мы получим *среднее квадратическое уклонение* ряда (σ). Все эти действия выражаются следующей формулой:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum p x^2}{n}}$$

Определим теперь величину среднего квадратического уклонения во взятых нами двух воображаемых примерах:

I ряд

уклонения (x) $-2,1 \quad -1,1 \quad -0,1 \quad +0,9 \quad +1,9$

квадраты
уклонений (x^2) $4,41 \quad 1,21 \quad 0,01 \quad 0,81 \quad 3,61$

частота (p) $1 \quad 4 \quad 11 \quad 4 \quad 2$

$p x^2$ $4,41 \quad 4,84 \quad 0,11 \quad 3,24 \quad 7,22$

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum p x^2}{n}} = \sqrt{\frac{4,41 + 4,84 + 0,11 + 3,24 + 7,22}{22}}$$

$$= \sqrt{\frac{19,82}{22}} = \sqrt{0,901} = 0,949$$

II ряд

уклонения (α) — 2,0 — 1,5 — 1,0 — 0,5 0 + 0,5 + 1,0 + 1,5 + 2,0

квадраты

уклонений (α^2) 4,0 2,25 1,0 0,25 0 0,25 1,0 2,25 4,0

частота (p) 1 1 3 3 7 5 3 1 1

$p\alpha^2$ 4,0 2,25 3,0 0,75 0 1,25 3,0 2,25 4,0

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p\alpha^2}{n}} = \pm \sqrt{\frac{20,5}{25}} = \pm \sqrt{0,82} = \pm 0,905.$$

В этих примерах, которые были взяты нами лишь для ознакомления читателя с механизмом вычисления средней величины, среднего арифметического и среднего квадратического уклонений на более коротких и простых рядах, еще отнюдь не видно значения квадратического уклонения, как мерила изменчивости. Для выяснения последнего возьмем какой-нибудь реальный пример и в качестве такового остановимся на двух вариационных рядах числа тычинок у *Sedum spectabile* в обыкновенном и красном свете, кривые которых по Клебсу были изображены выше на рис. 7. Дадим прежде всего числовое выражение каждого из этих рядов:

число тычинок	10	9	8	7	6	5	4	
число цветков при нормальном освещении	172	145	167	155	240	490	1	I ряд
число цветков в красном свете. — — — — —					1	400	4	II ряд

Средняя величина I ряда равна 6,8176 тычинок на цветок, средняя величина II ряда — 4,9926 тычинок на цветок. Округлим эти величины для удобства вычислений до 6,8 и 5,0 тычинок и перепишем оба ряда в виде уклонений от средней величины:

I ряд

число тычинок (V)	10	9	8	7	6	5	4
уклонения от M (α)	+ 3,2	+ 2,2	+ 1,2	+ 0,2	— 0,8	— 1,8	— 2,8
частота (p)	172	145	167	155	240	490	1

II ряд

число тычинок (V)	6	5	4
уклонения от M (α)	+ 1	0	— 1
частота (p)	1	400	4

Вычислим теперь согласно указанному выше способу ¹⁾ в обоих рядах их квадратическое уклонение (σ):

I ряд

уклонения (α)
	+	3,2	+	2,2	+	1,2	+	0,2	— 0,8 — 1,8 — 2,8
квадраты									
уклонений (α^2)
	10,24	4,84	1,44	0,04	0,64	3,24	7,84		
частота (p)
	172	145	167	155	240	490	1		
$p\alpha^2$	1761,28	701,80	240,48	6,20	153,60	1587,60	7,84		

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p\alpha^2}{n}} = \pm \sqrt{\frac{4305,96}{1370}} = \pm 1,772 \text{ тычинок.}$$

II ряд

уклонения (α)
	+	1	0	— 1					
квадраты									
уклонений (α^2)
	1	0	1						
частота (p)
	1	400	4						
$p\alpha^2$	1	0	4						

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p\alpha^2}{n}} = \pm \sqrt{\frac{5}{405}} = \pm 0,0123 = 0,111 \text{ тычинок.}$$

Здесь, таким образом, наглядно видно, как, действительно, в квадратическом уклонении отражается большая или меньшая изменчивость ряда: I ряд очень длинен (4—10 тычинок) и его крайние члены далеко уклоняются от средней величины, в связи с этим квадратическое уклонение равно в нем $\pm 1,772$ тычинок, т. е. довольно значительно; II ряд очень короток (4—6 тычинок), и лишь немногие особи уклоняются в нем, и то незначительно, от его средней величины, в связи с этим квадратическое уклонение чрезвычайно мало, составляя всего $\pm 0,111$ тычинок. Таким образом, квадратические уклонения обоих рядов относятся друг к другу, как 16 : 1, что чрезвычайно ясно выражает, насколько I ряд изменчивее II-го. Словом, *средняя величина (M) и квадратическое уклонение (σ) являются главными элементами каждого ряда*, характеризуют его наилучшим образом.

Однако каковы же те причины, которые заставляют нас вычислять среднее квадратическое уклонение (σ) вместо того, чтобы пользоваться простым средним арифметическим уклонением (d), способ вычисления которого, конечно, гораздо проще? Главным поводом к этому является

¹⁾ С более быстрым и удобным методом вычисления σ (как и M) мы познакомимся несколько дальше, в конце этой главы.

то обстоятельство, что строго математически не только σ , но даже средняя величина (M) выводится из понятия квадратов отклонений, ибо в теории ошибок, согласно предложению Гаусса, за истинную величину или за наиболее приближающуюся к ней вообще принимают ту, сумма квадратов отклонений которой от всех наблюдавшихся величин имеет наименьшее значение.

Здесь, таким образом, мы сталкиваемся с чрезвычайно важной особенностью каждой средней величины, которую не будем пытаться доказать математически, но которая легко может быть проверена читателем на любом ряду цифр: именно, что сумма квадратов отклонений от средней величины ряда всегда является величиной наименьшей, если ее сравнить с суммой квадратов отклонений от любой другой варианты ряда. Если обозначить любое отклонение от M , как мы это уже делали, как α , а любое отклонение от какой-нибудь варианты ряда, как a , то можно написать, что

$$\sum p \alpha^2 < \sum p a^2,$$

Во взятых, например, в начале главы более простых примерах, как мы видели выше, сумма квадратов отклонений от средней величины равняется 19,82 в первом ряду и 20,50 во втором ряду. Если мы вычислим теперь отклонение от любой иной варианты каждого ряда (хотя бы от их крайних членов и т. д.), то, определив сумму квадратов этих отклонений, всегда получим величины, значительно большие этих цифр.

Чисто практически немалым преимуществом квадратического отклонения (σ) перед простым (d) является то обстоятельство, что в последнем случае все отклонения учитываются одинаково, при вычислении же σ большие отклонения имеют и большее значение. Предположим, мы имеем в одном случае 4 отклонения от средней величины на 1, в другом же одно отклонение на 4. При вычислении среднего арифметического отклонения и то и другое учитывается одинаково, между тем это не вполне правильно: отклонения в 1 очень близки к средней величине и мало характеризуют изменчивость ряда, отклонение же в 4 отстоит довольно далеко от M и ему следует придать при оценке изменчивости ряда большее значение. Последнее и учитывается при вычислении σ , так как при этом 4 отклонения в 1 учитываются как 4 ($4 \cdot 1^2 = 4$), а одно отклонение в 4 — уже как 16 ($1 \cdot 4^2 = 16$).

Приведем здесь, в заключение, то объяснение значения среднего квадратического отклонения в качестве мерила изменчивости, которое дает Пирсон в одном из своих произведений, рассчитанных на лиц без специальной математической подготовки (25). Дело идет о вариационном ряде числа лучей на семенных коробочках дикого мака, который после подсчета их у 2268 головок мака принял следующий вид:

с числом лучей . . .	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
было коробочек . . .	1	12	91	295	550	619	418	195	54	25	5	3

Этот ряд Пирсон предлагает изобразить в виде стержня, разделенного на 11 делений, при чем в каждой точке к нему привешены грузы, пропорциональные по весу частоте каждой из этих вариантов, как показано на нашем рис. 15. На последнем изображена также и средняя величина данного ряда, равная здесь 9,84 луча, в виде острия той подставки, в которой как бы уравниваются грузы, навешенные вдоль стержня. — «Если — говорит далее Пирсон — этот стержень приведен во вращательное движение вокруг своей твердой подставки с определенной скоростью, то благодаря трению он через некоторое время придет в состояние покоя. И чем сильнее сосредоточены грузы близ точки опоры (т. е. средней величины), тем быстрее успокоится стержень; чем дальше от точки опоры разбросаны грузы,

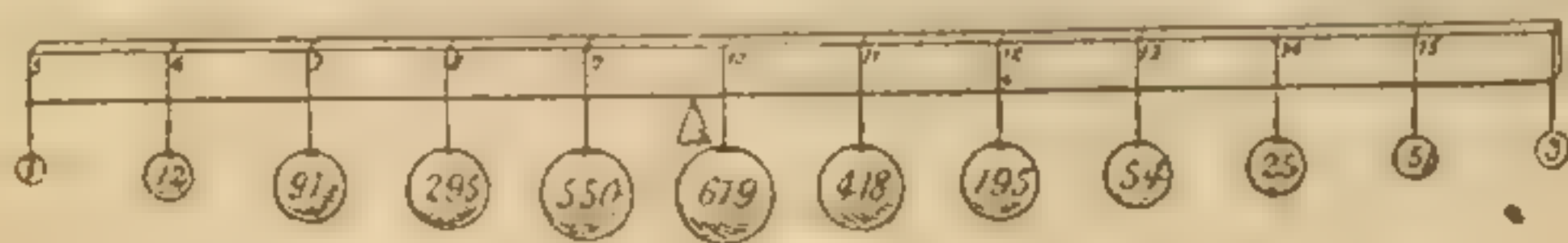


Рис. 15. Стержень с грузами, изображающий вариационный ряд числа лучей у семенных коробочек дикого мака. — По Пирсону.

тем продолжительнее будут колебания стержня. Другими словами, время, потребное для того, чтобы стержень пришел в состояние покоя, есть как раз искомая нами мера сосредоточения или разбросанности грузов по стержню. От физиков мы узнаем, что время это пропорционально квадрату известной величины, называемой радиусом качения, — величину эту мы обозначим греческой буквой σ . Тогда σ^2 будет средней арифметической квадратов всех индивидуальных уклонений и может быть названа мерилем уклонений¹⁾.

¹⁾ Значение n (число членов ряда), M (средняя величина) и σ (квадратическое уклонение) для исчерпывающей характеристики каждого вариационного ряда лучше всего может быть доказано чисто математическим путем. Нормальная кривая (см. дальше рис. 16), как и всякая вообще кривая, характеризуется свойственным ей уравнением, которое для нормальной кривой по Пирсону (17) носит такой характер:

$$y = y_0 \cdot e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}},$$

где y — величина той или другой ординаты, y_0 — величина нулевой или центральной ординаты, делящей всю кривую пополам, e — основание натуральных логарифмов ($= 2,71828...$), x — величина той абсциссы, которая отвечает данной ординате, σ — квадратическое уклонение. После некоторых преобразований (см. напр. Слущкий (27)) данное уравнение приобретает такой вид:

$$y = \frac{n}{\sigma\sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{(x-M)^2}{2\sigma^2}},$$

где n — число членов ряда, M — его средняя величина, σ — квадратическое уклонение. Таким образом, зная n , M и σ , можно без труда найти уравнение любой эмпирической кривой и по нему построить соответствующую данному случаю теоретическую кривую — следовательно, эти величины достаточно характеризуют каждый ряд.

Однако квадратическое уклонение, как и средняя величина, является числом именованным, что представляет известное неудобство, так как благодаря этому в различных рядах трудно сравнивать друг с другом. В виду этого Пирсон (18) предлагает при сравнении различных рядов брать не абсолютную величину квадратического уклонения, а относительную, относя ее в каждом ряду к соответствующей средней величине и выражая в процентах от нее, как мы делали уже это выше по отношению к квартилю и медиане. Этим путем получается так называемый коэффициент вариации, обозначаемый обыкновенно буквой C и выражаемый всегда в процентах, т. е. в виде отвлеченной величины, которую удобно сравнивать друг с другом в различных рядах и которая так же, как и квадратическое уклонение, является мерилем изменчивости каждого ряда.

Таким образом, для вычисления коэффициента вариации приходится пользоваться следующей формулой:

$$C = \frac{100\sigma}{M} \%$$

Например, в тех двух примерах, которыми мы пользовались в начале этой главы для вычисления средней величины и квадратического уклонения, M и σ были таковы:

$$\begin{array}{ll} \text{I ряд} & M = 12,09 \quad \sigma = \pm 0,949 \\ \text{II ряд} & M = 5,24 \quad \sigma = \pm 0,905 \end{array}$$

Отсюда без труда получаем, что $C = 7,95\%$ в первом ряду и $C = 17,27\%$ во втором ряду.

Словом, если дело идет об изменениях одной и той же величины, большая или меньшая степень изменчивости ряда находит себе вполне достаточное выражение в величине квадратического уклонения: чем оно меньше, тем ряд теснее расположен около средней величины и, обратно, чем ряд длиннее, тем больше величина σ . Если же мы хотим сравнивать между собою изменчивость различных рядов, то гораздо удобнее отнести квадратическое уклонение каждого ряда к его средней величине и сравнивать полученные этим путем отвлеченные коэффициенты вариации друг с другом.

Против пригодности коэффициента вариации служить мерилем изменчивости были сделаны некоторые возражения Дункером, который указал, что иногда квадратическое уклонение не увеличивается вместе с увеличением средней величины, в результате чего отнесение их друг к другу может дать неправильное представление о сравнительной изменчивости двух рядов (8).

Это замечание вполне справедливо в применении к одному из случаев рядовой изменчивости, именно к случаю целых или определен-

ных вариантов, но совершенно неприложимо к классовым вариантам. Что касается до первых, то здесь, действительно, вполне возможен случай такого рода. Предположим, что у одной формы число каких-либо образований варьирует от 7 до 11, а у другой—от 17 до 21, при чем частоты соответствующих классов в обоих рядах (a, b, c) вполне равны друг другу. Таким образом, мы имеем два ряда:

I ряд:						II ряд:					
V	7	8	9	10	11	V	17	18	19	20	21
p	a	b	c	b	a	p	a	b	c	b	a

Квадратические отклонения обоих рядов будут, конечно, равны друг другу ($\sigma_1 = \sigma_2$), средние же величины резко отличаются одна от другой ($M_1 = 9, M_2 = 19$); благодаря чему и для коэффициента вариации мы получим в первом ряду величину $\left(\frac{100 \cdot \sigma}{9}\right)$, примерно в два раза

большую, чем во втором $\left(\frac{100 \cdot \sigma}{19}\right)$, чего, конечно, никогда не может быть во всех случаях классовых вариантов, где с увеличением хотя бы масштаба или увеличения микроскопа пропорционально увеличивается и общее протяжение ряда, и M , и σ .

Однако указанное обстоятельство не должно побуждать нас вообще отказаться от вычисления крайне удобного коэффициента вариации, а мы должны лишь определять его в случае целых или определенных вариантов несколько иначе, чем для классовых вариантов, к которым вполне приложим указанный выше обычный прием. Для случаев же целых или определенных вариантов мною предложен такой способ (26).

Вместо абсолютных значений каждой варианты они принимаются при этом равными 1—2—3—4 и т. д., при чем и M и σ определяются для вычисления коэффициента вариации, исходя именно из этих значений вариантов, и затем относятся друг к другу. Например, приведенные выше два ряда примут при этом такой вид:

I ряд:						II ряд:					
V	1	2	3	4	5	V	1	2	3	4	5
p	a	b	c	b	a	p	a	b	c	b	a

Благодаря этому теперь в обоих рядах равны друг другу не только квадратические отклонения, но и средние величины ($M_1 = M_2 = 3$), значит, будут равны и коэффициенты вариации.

Разумеется, этот прием позволяет сравнивать изменчивость рядов из определенных вариантов только друг с другом, а отнюдь не с изменчивостью рядов из классовых вариантов.

Однако значение квадратического уклонения не исчерпывается только тем, что оно является мерилем изменчивости. Напротив, этот важный элемент каждого вариационного ряда может быть использован нами и для другой цели—именно для определения степени той неточности, с которой в каждом ряду на основании изученного числа членов определяется его средняя величина. Таким образом, от понятия квадратического уклонения мы переходим к другому не менее важному понятию *вероятной ошибки средней величины*.

Во взятом нами раньше примере средняя величина роста солдат по Кеттэ была определена на основании измерений роста почти 26 тысяч волонтеров в Соединенных Штатах Америки. Число это настолько велико, что мы с большой долей вероятности можем утверждать, что определенная этим путем средняя величина роста (67.206 дюйма) довольно близка к истинной средней величине роста взрослых мужчин в Северной Америке и отличается от нее, вероятно, лишь десятичными знаками. Если бы измерения были произведены не над 26.000 особей, а над 100.000 или 1.000.000, то уверенность в совпадении нашей средней величины с истинной стала бы, конечно, еще большей, и мы могли бы ручаться за совпадение их даже в пределах одного, двух первых десятичных знаков. Напротив, если бы мы ограничились измерениями лишь 1.000 или 260 особей, то едва ли бы можно было ручаться за точность полученной этим путем средней величины по сравнению с истинной даже в пределах 1—2 дюймов. Словом, большая или меньшая точность средней величины, или, как говорят, ее вероятная ошибка зависит прежде всего от числа исследованных особей или от общего числа членов ряда (n): чем последнее больше, тем вероятная ошибка меньше и наоборот.

Однако, совершенно ясно, что здесь не меньшую роль играет и большая или меньшая изменчивость ряда, находящая себе выражение в величине σ . Возьмем, например, приведенные выше ряды числа тычинок у *Sedum* (смотри рис. 7 и стр. 36): в одном число тычинок колеблется от 4 до 10 ($\sigma = 1,772$ тычинок), в другом же лишь от 4 до 6 тычинок ($\sigma = 0,111$ тычинок). Ясно, что здесь во втором ряду можно сделать сравнительно небольшое число измерений и все же получить среднюю величину, не особенно отличающуюся от истинной, так как последняя, как это видно с первого взгляда, вообще близка к 5 тычинкам. Напротив, в первом ряду благодаря его большей изменчивости вероятная ошибка M должна быть принята значительно большей, ибо здесь возможны уже большие колебания при определении средней величины по сравнительно малому числу экземпляров.

Словом, *вероятная ошибка средней величины* прямо пропорциональна величине квадратического уклонения и обратно пропорциональна числу членов ряда. Но соображениям, на которых мы не будем здесь останавливаться, величину вероятной ошибки

средней величины
скажем, $\sigma = 1,772$
числа членов ряда $n = 26000$
тая вероятная ошибка

Впрочем, как это
всюду пользоваться
не входит совсем
величину будем
ошибку (m). Таким о

К тому же само
ным путем, изучая
этом оказывается, что
находятся от его сре
медианой) не дальше
даже не дальше, как
возведем его в 20
10.000, как это дела
чается следующий ря

1	2	3	4	5
2	11	46	148	370

(средней величиной 3
также и медианой, и
роны, как $\sigma = 1, 2$

квадраты уклон
частота (p)

Отсюда $\sigma = \dots$

1) Для определ
вместо σ величин
между квартилем и сред
медианой, $Q - 0,67$
величина $(\sigma = 0,6745$

средней каждого ряда можно принять равной среднему квадратическому отклонению данного ряда, деленному на корень квадратный из числа членов ряда и умноженному на величину 0,6745, или, обозначая вероятную ошибку M , как E_m ,

$$E_m = 0,6745 \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \quad ^1).$$

Впрочем, как это делают теперь многие, мы будем в дальнейшем всюду пользоваться не этой, а более упрощенной формулой, в которую не входит совсем множитель 0,6745, и полученную этим путем величину будем обозначать не как вероятную, а как *среднюю ошибку* (m). Таким образом, средняя ошибка вычисляется по формуле:

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}.$$

К тому же самому результату мы можем прийти и несколькими иным путем, изучая строение нормальной или типичной кривой. При этом оказывается, что самые крайние члены такого вариационного ряда находятся от его средней величины (совпадающей здесь с модой и с медианой) не дальше как на расстоянии, равном 4σ , а практически даже не дальше, как на $\pm 3,5\sigma$. Возьмем, например, двучлен $(1 + 1)$, возведем его в 20-ю степень и приведем полученные цифры к 10.000, как это делалось нами уже выше на стр. 10. При этом получается следующий ряд:

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
2	11	46	148	370	739	1201	1602	1762	1602	1201	739	370	148	46	11	2

Средней величиной здесь является средняя варианта — 9, которая будет также и медианой, и модой. Обозначая отклонения от нее в обе стороны, как ± 1 , ± 2 , ± 3 и т. д., получаем:

квадраты отклонений (α^2)	1	4	9	16	25	36	49	64
частота (p)	3204	2402	1478	740	296	92	22	4
$p\alpha^2$	3204	9608	13302	11840	7400	3312	1078	256

$$\text{Отсюда } \sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p \alpha^2}{n}} = \pm \sqrt{\frac{50000}{10000}} = \pm \sqrt{5} = \pm 2,236.$$

¹⁾ Для определения вероятной ошибки средней величины пользовались раньше вместо σ величиной, квантиля (Q), при чем принималось, что $E_m = \frac{Q}{\sqrt{n}}$.

Между квантилем и средним квадратическим отклонением есть определенная зависимость, именно $Q : \sigma = 0,6745$. Вот почему в формулу для вероятной ошибки средней величины ($E_m = 0,6745 \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$) и входит множитель 0,6745.

Таким образом, в пределах 3σ в обе стороны от M ($2,236.3 = 6,708$), т. е. до 2,292 и до 15,708 укладываются почти все члены ряда за исключением нескольких самых крайних, расстояние же в 4σ ($2,236.4 = 8,944$) охватывает безусловно их всех.

Все эти отношения находят себе наглядное выражение на рис. 16, изображающем такую теоретическую кривую по Ногансену, при чем внизу (на оси абсцисс) отложены в обе стороны от центральной или нулевой ординаты величины, отвечающие σ , 2σ и 3σ , и, как видно на рисунке, на расстоянии $3,5\sigma$ от M такая кривая уже почти заканчивается. Детали же распределения вариант в такой нормальной кривой приведены ниже в прилагаемой таблице, где показано в процентах, сколько именно вариант приходится на промежутки от M до $\pm 0,1\sigma$, от M до $\pm 0,2\sigma$ и т. д., а также сколько именно вариант лежит вне каждой пары таких промежутков.

Приходится вариант		
при промежутках от M до \pm	внутри них	вне их
0,1 σ	8	92
0,2 σ	16	84
0,3 σ	24	76
0,4 σ	31	69
0,5 σ	38	62
0,6 σ	45	55
0,7 σ	52	48
0,8 σ	58	42
0,9 σ	63	37
1,0 σ	68	32
1,2 σ	77	23
1,5 σ	87	13
1,7 σ	91	9
2,0 σ	95,5	4,5
2,5 σ	98,8	1,2
3,0 σ	99,7	0,3
3,5 σ	99,95	0,05

На основании приведенной таблицы легко можно определить ту степень вероятности, с которой мы можем предположить, что данная произвольно взятая варианта отстоит на 1,0 σ , на 2,0 σ и т. д. от средней величины ряда. В самом деле в промежутке $M \pm 3\sigma$ укладывается 99,7%, всех вариант и только 0,3% их лежит вне его: значит, взяв любую варианту, мы можем утверждать, что за то, что M отстоит от

не ее значение
вероятность
отстоит от
191 что она
для 200
19 и т. д. Сл. в. м.
между той ошибкой
одной единственной вари



Рис. 16. Теоретическая кривая Ногансена.

квадратического уклона
выше примере числа т
тем больше вероятность
близка к средней велич
этом возможна ошибка.
возьмем уже не одну ва
метическое, однако все
два раза, а, как показы
порционально 1/2, т. е.
путем мы приходим к т

Определим генераль
выше были определе
начале главы рядов
0,202: во втором
туда $m = 0,905$
по Клебсу, с к

нее не дальше как на 3σ , говорит 997 шансов из 1000, т. е. что вероятность этого есть $\frac{997}{1000}$. Точно так же вероятность того, что M отстоит от любой произвольно взятой варианты на 2σ , равна $\frac{955}{1000}$ или $\frac{191}{200}$, что она отстоит от нее на 1σ — $\frac{68}{100}$ или $\frac{17}{25}$, на $0,5\sigma$ — $\frac{38}{100}$ или $\frac{19}{50}$ и т. д. Словом, здесь имеет место самая тесная зависимость между той ошибкой или неточностью, которую мы делаем, судя по одной единственной варианте о средней величине ряда, и величиной

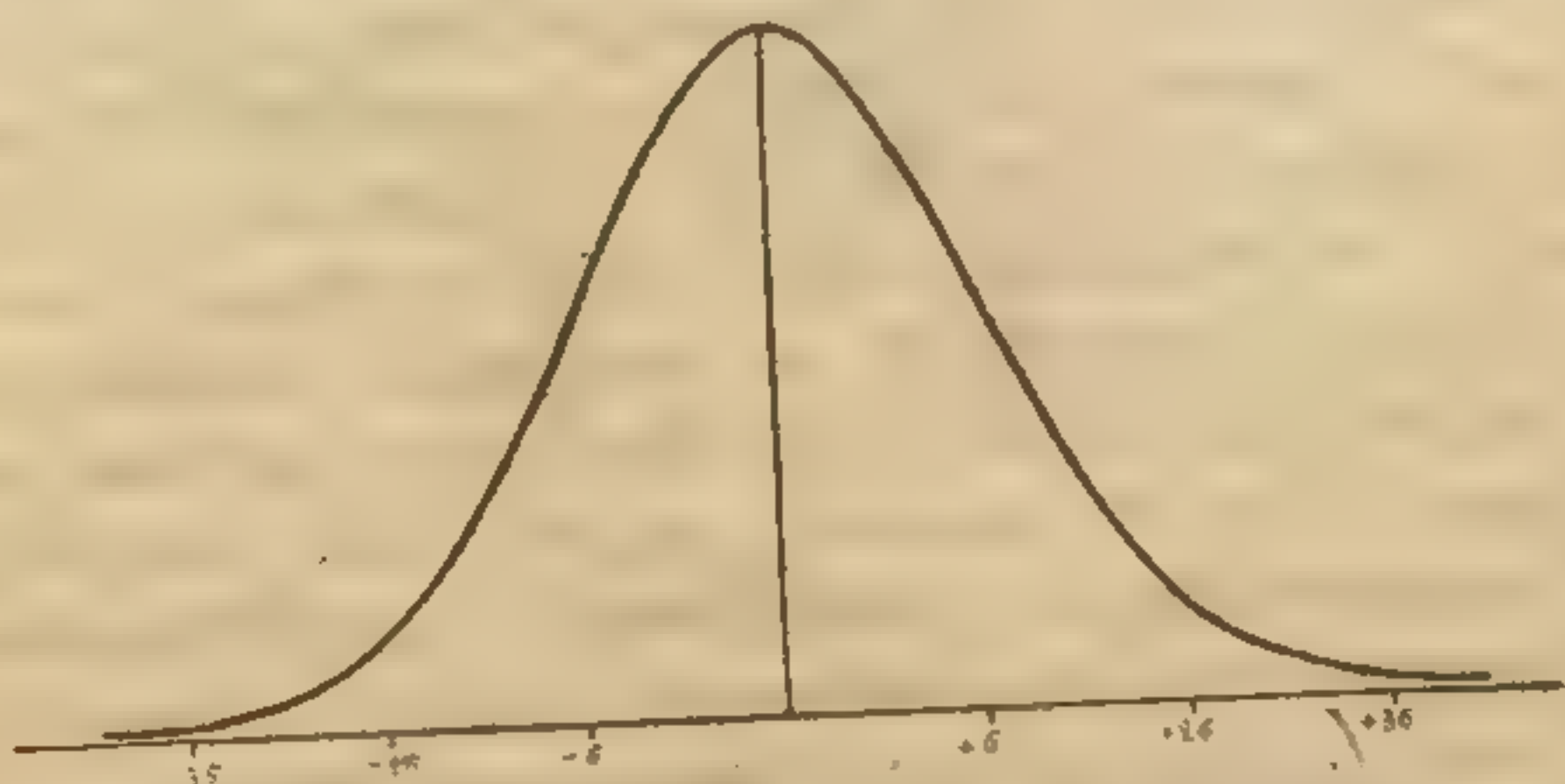


Рис. 16. Теоретическая вариационная кривая.—По Иогансену.

квадратического отклонения. Чем меньше последнее, как во взятом выше примере числа тычинок у *Sedum* в красном свете ($\sigma = 0.111$), тем больше вероятность, что даже одна произвольно взятая варианта близка к средней величине, чем, наоборот, σ больше, тем большая при этом возможна ошибка. Последняя станет, конечно, меньше, если мы возьмем уже не одну варианту, а две и выведем из них среднее арифметическое, однако все возможные при этом ошибки уменьшатся не в два раза, а, как показывает специальный математический анализ, пропорционально $\frac{1}{2}$, т. е. в 1,111 раза, и т. д. Таким образом, и этим путем мы приходим к той же формуле для средней ошибки

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

Определим теперь эту величину в тех примерах, для которых выше были определены нами M и σ . В первом из приведенных в начале главы рядов $\sigma = \pm 0,949$ и $n = 22$, откуда $m = \pm \frac{0,949}{\sqrt{22}} = \pm 0,202$; во втором подобном же ряду $\sigma = \pm 0,905$ и $n = 25$, откуда $m = \pm \frac{0,905}{\sqrt{25}} = \pm 0,181$. В тех двух рядах числа тычинок у *Sedum* по Клебсу, с которыми мы не раз имели дело, в первом из

них $\sigma = \pm 1,772$ и $n = 1370$, откуда $m = \pm \frac{1,772}{\sqrt{1370}} = \pm 0,04787$. Во втором же $\sigma = \pm 0,111$ и $n = 405$, откуда $m = \pm \frac{0,111}{\sqrt{405}} = \pm 0,00551$ и т. д.

Заметим, что при различных вариационно-статистических исследованиях в таблицах измерений не помещают даже часто σ , а лишь среднюю (или же вероятную) ошибку средней величины рядом с последней в виде $M \pm m$. Таким образом, в 4 приведенных выше примерах соответственные средние величины вместе с их средними ошибками должны быть изображены так: $12,09 \pm 0,202$; $5,24 \pm 0,181$; $6,8176 \pm 0,04787$; $4,9926 \pm 0,00551$ и т. д. Эти цифры обозначают, что при том числе членов ряда, на основании которого была определена средняя величина, возможна ошибка по сравнению с истинной средней величиной в указанных пределах: $M = 12,09$, но истинная средняя величина может не совпадать с этой цифрой и лежать в пределах между 11,888 и 12,292; $M = 4,9926$, но истинная средняя величина может лежать между 4,98709 и 4,99811 и т. д. и т. д. Так как в каждом из этих случаев число членов ряда (n) известно, то при желании ничего не стоит вычислить и соответственное квадратическое уклонение, так как последнее легко получается по формуле $\sigma = m \cdot \sqrt{n}$. Если мы видим, например, в таблице, что средняя величина $M = 50,04 \pm 0,086$ и там же находим, что число членов ряда $n = 597$, то отсюда легко вычислить величину квадратического уклонения $\sigma = m \cdot \sqrt{n} = 0,086 \cdot \sqrt{597} = 2,11$.

Заметим, наконец, что вероятная ошибка может быть вычислена не только для средней величины, но и для всякого другого элемента вариационного ряда, в частности и для квадратического уклонения. Большая или меньшая точность последнего зависит прежде всего от него самого, т. е. от того, насколько оно велико или мало, и затем от общего числа членов ряда. Вывод формулы вероятной ошибки квадратического уклонения завел бы нас очень далеко, почему мы дадим ее здесь прямо в готовом виде:

$$E_s = 0,6745 \cdot \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}$$

Наконец, отметим, что вероятная ошибка коэффициента вариации (C) вычисляется по такой формуле:

$$E_c = 0,6745 \cdot \frac{C}{\sqrt{2n}} \cdot \sqrt{1 + 2 \left(\frac{C}{100} \right)^2}$$

при чем если коэффициент вариации мал (например, меньше 10%), то эту формулу можно упростить, откинув радикал, т. е. принять, что

$$E_c = 0,6745 \cdot \frac{C}{\sqrt{2n}}$$

Подобно тому как мы делали это уже выше, для ошибки средней величины, можно несколько упростить и эти формулы, исключив из них коэффициент 0.6745. При этом получаются уже не вероятные, а *средние ошибки* данных величин, определяемые по формулам:

$$m_s = \frac{1}{\sqrt{2n}} \cdot m \cdot \sqrt{1 + 2 \left(\frac{C}{100} \right)^2} \text{ или проще}$$

$$m_s = \frac{C}{\sqrt{2n}} \cdot m$$

Прежде чем закончить эту главу, посвященную главным элементам каждого вариационного ряда — средней величине и квадратическому отклонению, нам необходимо остановиться еще на том, каким образом вычисляются эти элементы в более длинных рядах, где применение тех примитивных приемов, которыми мы пользовались до сих пор, мало удобно. В самом деле, возьмем хотя бы те два примера, с которыми мы имели дело в первой главе, когда говорили о целых и классовых вариантах, именно ряд числа листочков в сложных листьях акации и ряд длины листьев дуба, вариационные кривые которых изображены на рис. 2 и 3. Здесь даже вычисление M по обычному методу, т. е. путем помножения величины каждой варианты на ее частоту, требует довольно длинных выкладок, что же касается до вычисления σ , то если исходить при этом от истинной величины M (5,046 в первом ряду, 10,29 во втором), то нам придется производить чрезвычайно большие умножения и пр. Все эти неудобства и затруднения отпадают, если мы прибегнем к особому способу, предложенному также Пирсоном (16) и носящему название *способа моментов*.

Мы видели выше, что средняя величина характеризуется тем, что сумма всех отклонений от нее, помноженных на соответствующие частоты, равна нулю, а квадратическое отклонение представляет из себя корень квадратный из суммы квадратов отклонений от M , помноженных на их частоты, деленной на число членов ряда, или

$$\sum px = 0 \quad \sigma = \sqrt{\frac{\sum p x^2}{n}}$$

Конечно, и $\frac{\sum p x}{n}$ будет равняться всегда тоже нулю.

Эти две величины, характеризующие собою M и σ ряда, т. е. $\frac{\sum p x}{n}$ и $\frac{\sum p x^2}{n}$, называют *моментами первой и второй степени* от M и обозначают греческой буквой μ (ми), при чем

$$\mu_1 = \frac{\sum p x}{n} \quad \text{и} \quad \mu_2 = \frac{\sum p x^2}{n}$$

Такие же моменты могут быть вычислены уже не от M , а от любой варианты ряда, при чем их обозначают греческой буквой ν (ни), а отклонения от этой варианты не греческой α , а латинской a , так что

$$\nu_1 = \frac{\sum pa}{n} \text{ и } \nu_2 = \frac{\sum pa^2}{n}$$

Способ моментов при вычислении M и σ сводится к тому, что для нахождения их исходят из какой-нибудь центральной варианты ряда, принимая ее за нулевой пункт или за приближенную среднюю и обозначая буквой A . Величины следующих вариантов или их классов в одну сторону от A имеют отклонения от нее $(a) +1, +2, +3$ и т. д., а в другую сторону $-1, -2, -3$, т. е. выражаются всегда целыми числами, с которыми гораздо удобнее оперировать, чем с дробными отклонениями от истинной средней M (α). При этом вычисляют сперва моменты первой и второй степени от приближенной средней A (ν_1 и ν_2), а на основании их быстро получают M и σ , как мы это сейчас покажем на нескольких примерах.

Возьмем прежде всего приведенный выше ряд листочков в сложных листьях акации:

число пар листочков (V)	3	4	5	6	7
частота (p)	19	217	505	217	42

Не трудно видеть, что его средняя величина M должна быть очень близка к центральной варианте 5, которую и можно принять за приближенную среднюю A . Действительно, переписав этот ряд в виде отклонений от нее, получаем:

отклонения от A (a)	-2	-1	0	+1	+2
частота (p)	19	217	505	217	42

Отклонения от A на 1 в сторону плюса и минуса взаимно погашают друг друга, среди отклонений от нее на 2 положительных несколько больше, чем отрицательных. Если мы вычтем при этом из большей величины меньшую ($42 - 19$) и помножим разность на 2 ($+23 \cdot 2$), то разделив ее затем на число членов ряда n , равное в данном случае $1000 \left(+\frac{46}{1000} \right)$, получим величину момента первой степени от приближенной средней A (ν_1), которая равняется здесь $+0,046$. Эта величина показывает, насколько истинная средняя M отличается от нашей приближенной средней A , ибо если бы последняя случайно совпала с M , то и данный момент первой степени от A или ν_1 оказался бы равным нулю. Вообще же величина момента первой степени от приближенной средней A представляет собою ту

поправку, которую
средней, чтобы

Если, таким

Переходим к
сантиметрах, при
Ряд этот им

длина в см. 3-4
число листьев 3

В таком вид
данные частоты в
а гласят лишь, ч
от 4 до 5 и т. д.
вых вариант иску
вариант, при чем
При этом данный

длина листьев (V)
частота (p)

В качестве
моду (9.), или
выписав на меди
нее таким образо

отклонения от A
частота (p)

Соединим т
отклонения от A

При этом получ
отклонения (a)

частота (p)

при вычи

Для полн
помнож

поправку, которую нужно сделать к этой приближенной средней, чтобы получить из нее истинную среднюю, или

$$M = A + v_1.$$

Если, таким образом, в нашем примере $A = 5$, а $v_1 = +0,046$, то

$$M = 5 + 0,046 = 5,046.$$

Переходим к нашему второму примеру — длине листьев дуба в сантиметрах, кривая которого была изображена выше на рис. 3.

Ряд этот имеет такой вид:

длина в см.	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
число листьев	3	12	38	55	90	115	153	131	135	114	82	42	15	11	4	

В таком виде ряд этот еще непригоден для вычислений, так как данные частоты не относятся каждая к одной определенной величине, а гласят лишь, что 3 листа имеют длину от 3 до 4 см., 12 листьев — от 4 до 5 и т. д. Для вычисления M и σ каждый такой ряд классовых вариантов искусственно превращается в ряд целых или определенных вариантов, при чем за последние принимается середина каждого класса. При этом данный ряд принимает такой вид:

длина листьев (V)	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5	9,5	10,5	11,5	12,5	13,5	14,5	15,5	16,5	17,5
частота (p)	3	12	38	55	90	115	153	131	135	114	82	42	15	11	4

В качестве нашего исходного пункта A можно принять здесь или моду ($9,5$), или медиану ($10,5$), или вообще любую варианту. Остановившись на медиане, мы можем переписать ряд в виде отклонений от нее таким образом:

отклонения от A (a)	-7	-6	-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	+7
частота (p)	3	12	38	55	90	115	153	131	135	114	82	42	15	11	4

Соединим теперь одинаковые по величине, но различные по знаку отклонения от A друг под другом и вычтем из больших меньшие.

При этом получим:

отклонения (a)	0	1	2	3	4	5	6	7
частота (p)	{ + (131)	135	114	82	42	15	11	4
	{ — —	153	115	90	55	38	12	3
при вычитании	{ + (131)	—	—	—	—	—	—	1
	{ — —	18	1	8	13	23	1	—

Для получения момента первой степени от A ($v_1 = \frac{\sum pa}{n}$) нужно помножить каждую из оставшихся в остатке величин на величину

соответствующего уклонения, все эти произведения сложить и их сумму разделить на общее число членов ряда, равное здесь 1000.

При этом получаем

$$\begin{aligned} \bar{v}_1 &= \frac{(-18) \cdot 1 + (-1) \cdot 2 + (-8) \cdot 3 + (-13) \cdot 4 + (-23) \cdot 5 + (-1) \cdot 6 + (+1) \cdot 7}{1000} \\ &= \frac{-217 + 7}{1000} = -\frac{210}{1000} = -0,21. \end{aligned}$$

Так как за приближенную среднюю A мы приняли медиану, равную здесь 10,5 см., то отсюда имеем для средней величины:

$$M = 10,5 + (-0,21) = 10,5 - 0,21 = 10,29 \text{ см.}$$

Возьмем, наконец, третий пример, именно ряд веса 712 семян фасоли, кривая которого изображена была выше на рис. 4. Этот ряд представляет собою тоже пример классовой вариации и носит следующий характер:

вес семян в сгр.	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65
число семян	1	2	14	38	104	172	179	140	53	9	

Превратим его прежде всего из классовой вариации в определенную, приняв за величину вариант середину каждого класса. При этом имеем:

вес семян (V)	17,5	22,5	27,5	32,5	37,5	42,5	47,5	52,5	57,5	62,5
частота (p)	1	2	14	38	104	172	179	140	53	9

Примем теперь за приближенную среднюю A величину 42,5 и выразим остальные варианты в виде уклонений от нее, как это делалось раньше:

уклонения (a)	0	1	2	3	4	5
частота (p)	+ (172)	179	140	53	9	—
	—	—	104	38	14	2
	—	—	—	—	—	1
при вычитании	+ (172)	75	102	39	7	—
	—	—	—	—	—	1

Определим отдельно сумму положительных и сумму отрицательных уклонений:

$$\begin{aligned} 75 \cdot 1 + 102 \cdot 2 + 39 \cdot 3 + 7 \cdot 4 &= +424 \\ (-1) \cdot 5 &= -5 \end{aligned}$$

Всего...
всем величинам...

Однако здесь уже
как ее нужно
между тем, который в
и не обращали на
величины выше, 5 сгр. (с)

откуда $M = 4$

Таким образом, для
формулы:

где λ (лямбда) — величина

Подобно тому как
определения M , так и
определения σ . В самом

взяв, так как $\frac{\sum p x^2}{n}$ есть M^2

Так как гораздо легче
или средней A (т. е. с
от M т. е. с x), то
нельзя ли, определив
выше от A к M . Эта
знаем, что M отличается
момента первой степени от
и отличается на ту же величину
или a , т. е. $x = a - \bar{x}$
Введем теперь
умножим на величину
получаем:

$\sum p$
 $\sum p x$
 $\sum p x^2$

Вычитая одну величину из другой и деля на n ($= 712$), получаем величину первого момента:

$$v_1 = \frac{\sum pa}{n} = + \frac{419}{712} = + 0,588.$$

Однако здесь уже нельзя прямо прибавить данную величину к A , так как ее нужно еще умножить на величину *классового промежутка*, который в предыдущем примере был равен 1, почему мы и не обращали на него внимания, здесь же он равняется, как мы видели выше, 5 сгр. Сделав это, получаем:

$$0,588 \cdot 5 \text{ сгр.} = 2,94 \text{ сгр.}$$

$$\text{откуда } M = 42,5 \text{ сгр.} + 2,94 \text{ сгр.} = 45,44 \text{ сгр.}$$

Таким образом, для перехода от A к M необходимо пользоваться формулой:

$$M = A + v_1 \cdot \lambda,$$

где λ (лямбда) — величина *классового промежутка* между вариантами.

Подобно тому как момент первой степени от A (v_1) служит для определения M , так и момент второй степени от A (v_2) служит для определения σ . В самом деле, выше мы видели, что

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum p x^2}{n}}$$

или, так как $\frac{\sum p x^2}{n}$ есть момент второй степени от M (μ_2),

$$\sigma = \pm \sqrt{\mu_2}.$$

Так как гораздо легче оперировать с отклонениями от приближенной средней A (т. е. с a , как мы их обозначаем), чем с отклонениями от M (т. е. с α), то нашей задачей является теперь установить, нельзя ли, определив v_2 , перейти от него к μ_2 , как мы переходили выше от A к M .—Эта задача решается сравнительно просто. Раз мы знаем, что M отличается от A на величину, обозначенную нами, как момент первой степени от A или v_1 , то каждое отклонение от M или α отличается на ту же величину от соответствующего отклонения от A , или a , т. е. $\alpha = a - v_1$ или $\alpha + v_1 = a$.

Возведем теперь обе половины последнего равенства в квадрат и умножим на величину $\sum p$, отчего оно, конечно, не изменится. При этом получаем:

$$\begin{aligned} \sum p (\alpha + v_1)^2 &= \sum p a^2 \text{ или} \\ \sum p (\alpha^2 + 2\alpha v_1 + v_1^2) &= \sum p a^2 \text{ или} \\ \sum p \alpha^2 + 2 \sum p \alpha v_1 + \sum p v_1^2 &= \sum p a^2. \end{aligned}$$

Разделим теперь обе половины последнего равенства на n , отчего оно приобретает следующий вид:

$$\frac{\sum p a^2}{n} + \frac{2 \sum p a v_1}{n} + \frac{\sum p v_1^2}{n} = \frac{\sum p a^2}{n}.$$

Так как момент первой степени от M равен нулю ($\mu_1 = \frac{\sum p x}{n} = 0$) и $\sum p = n$ (сумма частот всех вариантов равна общему числу членов ряда), то последнее равенство приобретает более простой вид:

$$\begin{aligned} \frac{\sum p a^2}{n} + v_1^2 &= \frac{\sum p a^2}{n} \quad \text{или} \\ \mu^2 + v_1^2 &= v_2, \quad \text{откуда} \\ \mu_2 &= v_2 - v_1^2. \end{aligned}$$

Подставляя последнее выражение в формулу для квадратического уклонения, имеем:

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n} - \mu_2} = \pm \sqrt{v_2 - v_1^2},$$

т. е. для получения квадратического уклонения по способу моментов необходимо определить момент второй степени от приближенного среднего A , вычесть из него квадрат такого же момента первой степени и из этой разности извлечь квадратный корень.

Применим теперь этот способ определения σ к тем примерам, в которых мы определяли по способу моментов M . При этом, конечно, нужно уже не вычитать частоты положительных и отрицательных уклонений от A друг из друга, а, напротив, суммировать их и умножить не на величину соответствующего уклонения, а на квадрат его.

Так, в первом примере, касающемся числа листочков у акации, в обе стороны от A имеется по 217 уклонений на 1 и 42 + 19 уклонений на 2. Умножаем 434 на $1^2 (= 1)$ и 61 на $2^2 (= 4)$ и получаем 434 и 244, т. е. в сумме 678. Это есть $\sum p a^2$, откуда момент второй степени от A

$$v_2 = \frac{\sum p a^2}{n} = \frac{678}{1000} = 0,678.$$

Для получения μ_2 нужно из v_2 вычесть v_1^2 , т. е. квадрат нашей поправки к приближенной средней для получения из нее истинной средней. В данном примере $v_1 = 0,046$, его квадрат $v_1^2 = 0,002116$, откуда $\mu_2 = 0,675884$. Квадратическое уклонение представляет корень квадратный из этого момента второй степени от истинной средней, т. е.

$$\sigma = \pm \sqrt{\mu_2} = \pm \sqrt{0,675884} = \pm 0,822.$$

Во втором нашем примере — длины листьев дуба —

уклонения (a)	0	1	2	3	4	5	6	7
частота (p)	{ + (131)	135	114	82	42	15	11	4
	{ — —	153	115	90	55	38	12	3
сумма + и —	(131)	288	229	172	97	53	23	7
квадраты уклонений (a ²)	0	1	4	9	16	25	36	49
pa ²	0	288	916	1548	1552	1325	828	343

Отсюда

$$v_2 = \frac{\Sigma pa^2}{n} = \frac{6800}{1000} = 6,8.$$

Квадратическое уклонение определяется очень быстро по приведенной выше формуле

$$\sigma = \pm \sqrt{v_2 - v_1^2} = \pm \sqrt{6,8 - 0,21^2} = \pm \sqrt{6,8 - 0,0441} = \pm \sqrt{6,7559} = \pm 2,599 \text{ см.}$$

Подобным же образом в третьем примере с весом семян фасоли имеем:

уклонения (a)	0	1	2	3	4	5
частота (p)	{ + (172)	179	140	53	9	—
	{ — —	104	38	14	2	1
сумма + и —	(172)	283	178	67	11	1
квадраты уклонений (a ²)	0	1	4	9	16	25
pa ²	0	283	712	603	176	25

Отсюда

$$v_2 = \frac{\Sigma pa^2}{n} = \frac{1799}{712} = 2,526 \text{ и}$$

$$\sigma = \pm \sqrt{v_2 - v_1^2} = \pm \sqrt{2,526 - 0,588^2} = \pm \sqrt{2,180} = \pm 1,476.$$

Однако эту величину еще нельзя считать за квадратическое уклонение, так как в данном примере величина классового промежутка, как было отмечено уже выше, составляла не 1, а 5 сгр. Поэтому для получения σ нужно умножить $\pm 1,476$ на 5, т. е.

$$\sigma = \pm 1,476 \cdot 5 \text{ сгр.} = \pm 7,380 \text{ сгр.}$$

Таким образом, для вычисления квадратического уклонения по способу моментов необходимо пользоваться формулой

$$\sigma = \pm \sqrt{v_2 - v_1^2} \cdot \lambda,$$

где λ — величина классового промежутка между вариантами.

Отметим в заключение, как вычисляются M и σ в небольших рядах, с которыми также иногда приходится иметь дело, где невыгодно разбивать отдельные варианты по классам, так как их сравнительно мало (например, значительно менее 50 и т. п.).

В этом случае за исходный пункт A проще всего принять наименьшую варианту или близкую к ней круглую цифру и от нее уже определять отклонения и их квадраты. Иллюстрируем этот способ на каком-нибудь примере, в качестве которого возьмем измерения так называемой базикраниальной оси на черепах 29 зайцев руссаков.

Измерения в мм.	$A = 20 \text{ мм.}$	$\lambda = 0,5$
	Уклонения (a)	Квадраты уклонений. (a^2)
23,5	7	49
24,5	9	81
23	6	36
25	10	100
25	10	100
24,5	9	81
24,5	9	81
23	6	36
25,5	11	121
25,5	11	121
24	8	64
23	6	36
27	14	196
25	10	100
25	10	100
24,5	9	81
24,5	9	81
25	10	100
25	10	100
26	12	144
25,5	11	121
23	6	36
25	10	100
25	10	100
25	10	100
25	10	100
26	12	144
24	8	64
25,5	11	121
$\Sigma a = 274$		$\Sigma a^2 = 2694$

Из Σa определяем v_1 , ибо $v_1 = \frac{\Sigma a}{n} = \frac{274}{29} = 9,44$.

Отсюда $M = A + v_1 \cdot \lambda = 20 + 9,44 \cdot 0,5 = 24,72$ мм.

Из Σa^2 определяем v_2 , ибо $v_2 = \frac{\Sigma a^2}{n} = \frac{2694}{29} = 92,896$.

Отсюда

$$\pm \sqrt{v_2 - v_1^2} = \pm \sqrt{92,896 - 9,44^2} = \pm \sqrt{3,782} = \pm 1,944.$$

Благодаря этому легко определить и величину σ , так как

$$\sigma = \pm \sqrt{v_2 - v_1^2} \cdot \lambda = \pm 1,944 \cdot 0,5 = \pm 0,972 \text{ мм.}$$

Мы приняли здесь, таким образом, за A — 20 мм. и, так как измерения делались с точностью до 0,5, то за классовый промежуток естественнее всего было принять $1/2$ мм. В остальном весь ход вычислений не требует каких либо особых пояснений. Конечно, во время подобных вариационно-статистических подсчетов возможны и другие упрощения, но мы не будем более на этом останавливаться, так как к ним самостоятельно приходит каждый в процессе работы ¹⁾.

¹⁾ Не мешает еще добавить, что когда число членов ряда очень мало (например, меньше 25), то правильнее брать в качестве формулы для квадратического уклонения такую:

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n-1}}.$$

Переход к ней от нашей обычной формулы достигается очень просто:

$$\pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n-1}} = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n}} \cdot \sqrt{\frac{n}{n-1}},$$

т. е. достаточно умножить полученную обычным способом величину σ на

$$\sqrt{\frac{n}{n-1}}.$$

Эта величина равна, например,

$$\text{при } n = 20 \quad \sqrt{\frac{20}{19}} = 1,026, \quad \text{при } n = 10 \quad \sqrt{\frac{10}{9}} = 1,054,$$

т. е. от этой поправки величина σ незначительно увеличивается. Если n выше 50 подобная поправка совершенно не нужна.

ГЛАВА III.

Элементы вариационного ряда.

• (Продолжение).

Вычисление теоретического ряда и индекса совпадения. — Асимметрия. — Односторонние кривые. — Эксцесс. — Высковершинные и низковершинные кривые. — Вычисление цифры асимметрии и эксцесса по способу моментов. — Типы кривых по Пирсону. — Двухвершинные и многовершинные кривые.

До сих пор мы имели дело лишь с главными элементами вариационного ряда: средней величиной и квадратическим отклонением, которые исчерпывающим образом характеризуют ряд, если последний довольно точно следует закону Кетлэ и не особенно отклоняется от строения нормальной кривой. Однако многие эмпирические ряды обнаруживают довольно резкое расхождение с последней, в силу чего становится необходимым учитывать и некоторые другие элементы ряда, о которых мы до сих пор не говорили.

Каким образом прежде всего установить, насколько данный ряд приближается к строению нормальной кривой или, наоборот, отклоняется от него? Одним из средств для этого является *вычисление теоретического ряда*, отвечающего данному эмпирическому. Это вычисление не отличается особенной сложностью и непосредственно вытекает из того, что было сказано в прошлой главе о строении нормальной кривой.

Мы видели выше, что в нормальной кривой все члены ее укладываются в промежутках $\pm 4\sigma$ от средней величины, совпадающей здесь с медианой и модой, при чем, как показывает небольшая таблица, приведенная на стр. 41, на промежуток в любую долю квадратического отклонения приходится совершенно определенное число вариантов. Пользуясь подобной таблицей, можно легко вычислить тот теоретический ряд, который отвечает данному эмпирическому.

Приведенная на стр. 44 таблица охватывает промежутки лишь в десятую часть квадратического отклонения. Для вычислений удобнее пользоваться таблицами, где приведены промежутки в сотую и даже в тысячную долю σ : такие *таблицы значений нормального интеграла вероятности*, как их обычно называют, можно найти во многих справочных изданиях и, между прочим, в упоминавшейся выше прекрасной книжке Дэвенпорта (4).

Для наших целей достаточно привести здесь более краткую таблицу из книги Югансена (12), в которой даны промежутки в $0,5\sigma$.

Вычисление теоретического ряда и индекса совпадения. — Асимметрия. — Односторонние кривые. — Эксцесс. — Высковершинные и низковершинные кривые. — Вычисление цифры асимметрии и эксцесса по способу моментов. — Типы кривых по Пирсону. — Двухвершинные и многовершинные кривые.

Таблица значений нормального интеграла вероятности

z	Н.	Д.	В.
0,0	0	4	5
0,1	129	40	14
0,10	398	41	145
0,15	596	39	170
0,20	798	39	195
0,25	987	38	220
0,30	1179	38	245
0,35	1368	37	270
0,40	1554	37	295
0,45	1731	36	320
0,50	1915	35	345
0,55	2088	34	370
0,60	2258	33	395
0,65	2422	32	420
0,70	2580	31	445
0,75	2734	30	470
0,80	2881	28	495
0,85	3023	27	520
0,90	3159	26	545
0,95	3289	25	570
1,00	3413	24	595
1,05	3531	22	620
1,10	3643	21	645
1,15	3749	20	670
1,20	3845	19	695
1,25	3944	18	720

но в третьем столбце ее указана величина, отвечающая для каждого промежутка в $0,1\sigma$, так что расчет можно вести без труда до одной сотой квадратического отклонения.

Таблица значений нормального интеграла вероятности.

x σ	На 10.000	Δ для 0,01.	x σ	На 10.000	Δ для 0,01.	x σ	На 10.000	Δ для 0,01.
0,00	0	40	1,30	4032	17	2,60	4953	1
0,05	199	40	1,35	4115	15	2,65	4960	1
0,10	398	40	1,40	4192	14	2,70	4965	1
0,15	596	39	1,45	4265	13	2,75	4970	1
0,20	793	39	1,50	4332	12	2,80	4974	1
0,25	987	38	1,55	4394	11	2,85	4978	1
0,30	1179	38	1,60	4452	10	2,90	4981	1
0,35	1368	37	1,65	4505	11	2,95	4984	1
0,40	1554	37	1,70	4554	9	3,00	4987	—
0,45	1736	36	1,75	4599	8	3,05	4989	—
0,50	1915	35	1,80	4641	7	3,10	4990	—
0,55	2088	34	1,85	4678	7	3,15	4992	—
0,60	2258	33	1,90	4713	6	3,20	4993	—
0,65	2422	32	1,95	4744	6	3,25	4994	—
0,70	2580	31	2,00	4773	5	3,30	4995	—
0,75	2734	30	2,05	4798	5	3,35	4996	—
0,80	2881	28	2,10	4821	4	3,40	4997	—
0,85	3023	27	2,15	4842	4	3,45	4997	—
0,90	3159	26	2,20	4861	3	3,50	4998	—
0,95	3289	25	2,25	4878	3	3,55	4998	—
1,00	3413	24	2,30	4893	3	3,60	4998	—
1,05	3531	22	2,35	4906	2	3,65	4999	—
1,10	3643	21	2,40	4918	2	3,70	4999	—
1,15	3749	20	2,45	4929	2	3,75	4999	—
1,20	3849	19	2,50	4938	2	3,80	4999	—
1,25	3944	18	2,55	4946	1	3,90	5000	—

Покажем теперь на нескольких примерах, как, пользуясь этой таблицей, можно вычислить теоретический ряд, отвечающий данному эмпирическому.

Возьмем для этого прежде всего ряд числа так называемых миллеровых железок на внутренней стороне передней ноги у 2000 экземпляров свиньи, который имеет такой вид:

число желез (V)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
частота (p)	15	209	365	482	414	277	134	72	22	8	2

Средняя величина $M = 3,501$ железки, квадратическое уклонение $\sigma = 1,681$ железки.

Данный пример особенно удобен потому, что здесь средняя величина почти идеально совпадает с границей двух классов, ибо хотя перед нами типичный случай целых или определенных вариантов, но всегда приходится принимать, что класс, обозначаемый нами, как 1 или 2, тянется от 0,5 до 1,5 или от 1,5 до 2,5 и т. д. Таким образом, здесь средняя величина, из которой мы должны исходить, точно падает на границу между двумя классами (3 и 4), а в обе стороны от нее идут эти классы, протяжение каждого из которых составляет 1. Между тем квадратическое уклонение равно здесь 1,681—значит, классовой промежуток составляет около двух третей квадратического уклонения или более точно $0,59\sigma$ ($1 : 1,681 = 0,59$). Очевидно, на каждый из ближайших к средней величине классов должно приходиться столько вариантов, сколько в нормальной кривой приходится на промежуток в $0,59\sigma$ от M , на два таких класса в обе стороны от M столько, сколько их приходится в нормальной кривой на промежуток в $1,18\sigma$ от M , на три класса — сколько на промежуток в $1,77\sigma$ от M и т. д. Из приведенной выше таблицы видно, что на

$0,59\sigma$ приходится	2224	вариант	из	10.000	(2258 — 1.34)
$1,18\sigma$ »	3809	»	»	»	(3849 — 2.20)
$1,77\sigma$ »	4615	»	»	»	(4599 + 2.8)
$2,36\sigma$ »	4908	»	»	»	(4906 + 1.2)
$2,95\sigma$ »	4984	»	»	»	
$3,54\sigma$ »	4998	»	»	»	

Вычитая из каждой приведенной здесь цифры предыдущую, устанавливаем, что

на первый класс от M приходится	2224	вариант	из	10.000
» второй »	»	»	»	»
» третий »	»	»	»	»
» четвертый »	»	»	»	»
» пятый »	»	»	»	»
» шестой »	»	»	»	»

теоретический ряд, от
число желез (V) 3 15
частота (p)
числа (y)
из одного ста
законности видно, что да
кней: его прав
за счет левой
тетрится.
Однако, очень редко сред
лику между двумя класс
яного классowego промежу
теоретического ряда не
в разборе следующего пример
Возьмем теперь ряд длин
раньше и который носит
в см. (V) . 3,5 4,5 5,5 6,5
частота (p) 3 12 38 55
средняя величина равна здесь
этого классowego промежутк
ату 10,5, и который тя
этой промежуток этот ра
в 0,29 его, дру
его. Квадратическо
значит, каждый
(1 : 2,6 = 0,38).
В предыдущем примере
таблице, сколько вариан
Здесь необходимо
этого промежуток сре
этого уклонения.
скающая ниже средней,
нее, 0,27
значений нормальне
— 1063 варианты
этого промежуток, зак
или 150 из 10
как раз 1000).
Для выражения в дол
этих классowych проме

Однако число членов данного ряда равно не 10.000, а 2.000 : значит каждую из этих цифр следует уменьшить в 5 раз, после чего мы и получим теоретический ряд, отвечающий данному эмпирическому:

число желез (V)	—	—	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
частота (p)	—	—	15	209	365	482	414	277	134	72	22	8	2
теоретические числа (y)	3	15	59	161	317	445	445	317	161	59	15	3	—

Таким образом, из одного сравнения теоретических чисел с эмпирическими частотами видно, что данный ряд заметно уклоняется от строения нормальной кривой: его правая или положительная половина от M развита сильнее за счет левой или отрицательной — ряд, как говорится, асимметричен.

Однако, очень редко средняя величина ряда приходится как раз на границу между двумя классами; гораздо чаще она лежит внутри того или иного классового промежутка. Это обстоятельство вносит в вычисление теоретического ряда некоторое усложнение, как это будет видно на разборе следующего примера.

Возьмем теперь ряд длины листьев дуба, с которым мы имели уже дело раньше и который носит следующий характер:

длина в см. (V)	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5	9,5	10,5	11,5	12,5	13,5	14,5	15,5	16,5	17,5
частота (p)	3	12	38	55	90	115	153	131	135	114	82	42	15	11	4

Средняя величина равна здесь 10,29 см. — следовательно, она лежит внутри классового промежутка, заключающего в виде центральной варианта 10,5, и который тянется, значит, от 10 до 11 см. Средней величиной промежутков этот разделяется на две части: одна ниже средней протяжением в 0,29 его, другая выше средней величины протяжением в 0,71 его. Квадратическое уклонение составляет в данном ряду 2,6 см.: значит, каждый классовый промежуток равняется здесь $0,38 \sigma$ ($1 : 2,6 = 0,38$).

В предыдущем примере мы переходили после этого к вычислению по таблице, сколько вариант приходится на один промежуток, на два и т. д. Здесь необходимо предварительно определить, как разделяется центральный промежуток средней величиной, если выразить это в долях квадратического уклонения. Раз весь промежуток равен $0,38 \sigma$, то часть его, лежащая ниже средней, составит $0,11 \sigma$ ($= 0,38 \times 0,29$), а часть, лежащая выше нее, $0,27 \sigma$ ($= 0,38 \times 0,71$). В приведенной выше таблице значений нормального интеграла вероятности находим, что промежутку в $0,11 \sigma$ отвечает 438 вариант из 10.000, а промежутку в $0,27 \sigma$ — 1063 варианты из 10.000, на весь же этот центральный классовый промежуток, заключающий в себе M , придется 1501 вариант из 10.000 или 150 из 1000 (общее число членов данного ряда составляет как раз 1000).

Для выражения в долях квадратического уклонения величин следующих классовых промежутков нужно исходить из средней величины

и поступать таким образом. Правая часть центрального промежутка выше средней величины равна $0,27 \sigma$, величина классового промежутка вообще составляет $0,38 \sigma$: очевидно, первый промежуток направо от центрального с прилегающей частью последнего охватывает протяжение ряда в $0,65 \sigma$, первый и второй промежуток — протяжение ряда в $1,03 \sigma$ и т. д. Точно так же в другую сторону от M первый промежуток налево от центрального с прилегающей частью последнего охватывает протяжение ряда в $0,49 \sigma$ ($0,11 + 0,38 = 0,49$), первый и второй промежуток — протяжение ряда в $0,87 \sigma$ и т. д. По приведенной выше таблице нетрудно найти и отвечающее каждой из этих величин число вариант, что можно изобразить так:

слева от M		справа от M	
приходится вариант из 10.000	на проме- ток в	на проме- ток в	приходится вариант из 10.000
438	$0,11 \sigma$	$0,27 \sigma$	1063
1879	$0,49 \sigma$	$0,65 \sigma$	2422
3077	$0,87 \sigma$	$1,03 \sigma$	3485
3944	$1,25 \sigma$	$1,41 \sigma$	4206
4485	$1,63 \sigma$	$1,79 \sigma$	4633
4778	$2,01 \sigma$	$2,17 \sigma$	4850
4916	$2,39 \sigma$	$2,55 \sigma$	4946
4972	$2,77 \sigma$	$2,93 \sigma$	4984
4992	$3,15 \sigma$	$3,31 \sigma$	4995
4998	$3,53 \sigma$	$3,69 \sigma$	4999
5000	$3,91 \sigma$	$4,07 \sigma$	5000

Теперь остается вычесть из каждой из приведенных цифр предыдущую и тогда имеем:

слева от M		справа от M	
приходится вариант из 10.000			
от центрального промежутка			
1441	на первый промежуток	1359
1198	» второй	1063
867	» третий	721
541	» четвертый	427
293	» пятый	217
138	» шестой	96
56	» седьмой	38
20	» восьмой	11
6	» девятый	4
2	» десятый	1

Итак требуется указать, в основе его теоретическую базу, близость между ними, как между числами, по следующей формуле определяется разность между соответствующим ей теоретическим и эмпирическим квадратом и делится на 37 величин для каждого из классов, откуда извлекается квадратный индекс совпадения, формула которого

Вычислим этот индекс для этого получаются следующие величины

эмпирические частоты (p)	теоретические числа (y)	
0	2	
3	6	
12	14	
38	29	
56	54	
90	87	
115	120	
153	144	
131	150	
135	136	
114	106	
82	72	
42	43	
15	22	
11	10	
4	4	
0	1	

Эти цифры, если их отнести к 1000, и представляют собою теоретический ряд, отвечающий данному эмпирическому:

длина в см. (V)	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5	9,5	10,5	11,5	12,5	13,5	14,5	15,5	16,5	17,5	18,5
частота (p)	—	3	12	38	55	90	115	153	131	135	114	82	42	15	11	4	—
теорет. числа (y)	2	6	14	29	54	87	120	144	150	136	106	72	43	22	10	4	1

Здесь совпадение теоретических цифр с эмпирическими уже довольно большое.

Иногда требуется учесть, насколько один ряд ближе к лежащему в основе его теоретическому ряду, чем другой, и выразить степень этой близости между ними цифрами. Для этой цели Пирсон (21) рекомендует вычислять так называемый *индекс совпадения* (index of closeness of fit) по следующему способу.

Определяется разность между каждой эмпирической частотой (p) и отвечающим ей теоретическим числом (y), эта разность (δ) возводится в квадрат и делится на это же теоретическое число. Полученные величины для каждого из классов ряда $\left(\frac{\delta^2}{y}\right)$ складываются и из их суммы извлекается квадратный корень: полученное число и будет индексом совпадения, формула которого, значит, такова $\Delta = \pm \sqrt{\frac{\sum \delta^2}{y}}$.

Вычислим этот индекс для последнего из наших примеров. При этом получают следующие величины:

эмпирические частоты (p)	теоретические числа (y)	$\delta = p - y$	δ^2	$\frac{\delta^2}{y}$
0	2	— 2	4	2,00
3	6	— 3	9	1,50
12	14	— 2	4	0,29
38	29	+ 9	81	2,79
55	54	+ 1	1	0,02
90	87	+ 3	9	0,13
115	120	— 5	25	0,21
153	144	+ 9	81	0,56
131	150	— 19	361	2,41
135	136	— 1	1	0,01
114	106	+ 8	64	0,60
82	72	+ 10	100	1,39
42	43	— 1	1	0,02
15	22	— 7	49	2,23
11	10	+ 1	1	0,10
4	4	0	0	0
0	1	— 1	1	1,00

$$\sum \frac{\delta^2}{y} = 15,26$$

Отсюда индекс совпадения $\Delta = \pm \sqrt{\sum \frac{\delta^2}{y}} = 3,91$, что говорит за довольно большую близость эмпирических чисел к теоретическим, так как в других рядах мы получили бы при этом значительно большую величину.

Однако и теоретические числа для каждого ряда и индекс совпадения говорят очень мало о том, чем именно данный эмпирический ряд отличается от своего теоретического. Вот почему гораздо важнее их является определение особых элементов ряда, носящих название асимметрии и эксцесса.

Как отмечалось уже выше, идеальная или нормальная кривая, представляющая собой разложение бинома $(1+1)^n$ вполне симметрична: средняя величина совпадает в ней с модой и медианой и по обе стороны последней лежат две совершенно одинаковых половины кривой (рис. 16). Однако, если мы обратимся от этой теоретической кривой к эмпирическим, то не найдем в них подобной правильности и, напротив, увидим, что каждая из них обнаруживает большую или меньшую асимметрию, так как средняя величина, мода и медиана не совпадают здесь друг с другом и одна половина кривой обычно бывает несколько больше другой.

До сравнительно недавнего времени асимметрию кривых склонны были объяснять тем, что при развитии подобных особенностей внешние влияния, вызывающие различные отклонения от средней величины, действуют в одном направлении значительно сильнее, чем в другом. Математически это предлагалось иллюстрировать таким образом, что любая асимметричная кривая следует разложению не бинома $(1+1)^n$ или всякого другого бинома $(p+q)^n$, где $p=q$, а напротив, такого, у которого оба этих числа не равны, т. е. $p \neq q$. Эта точка зрения нашла себе выражение в нашем рис. 17, заимствованном из работы Дункера (7), при чем он изображает 3 кривых, представляющих разложение биномов, равных в сумме 2^6 . Однако в первом из них оба члена равны, т. е. этот бином имеет вид $(1+1)^6$, отчего и вся кривая (A) совершенно симметрична. В двух других один из членов значительно более другого — $(\frac{3}{2} + \frac{1}{2})^6$ и $(\frac{7}{4} + \frac{1}{4})^6$, отчего эти кривые (B и C) обнаруживают довольно заметную асимметрию и их средние величины смещены в сторону от моды и медианы.

Подобное объяснение очень инструктивно, однако оно не совсем правильно, как это позже было показано Иогансенем (12). Согласно последнему асимметрия вариационных рядов вызывается чаще всего не внешними влияниями, а совершенно иным — именно внутренним состоянием самих организмов. В самом деле, как показали специальные исследования Иогансена, изменения во внешних условиях обыкновенно смещают всю кривую, перемещают ее среднюю величину, но не отражаются на общем характере кривой, который при довольно различных



... очень многие эмпирические кривые вырываются из отношения друг к другу и являются инверсиями. Замечая при этом, что в основном ряде для каждого члена бинома и его смещения в сторону от средней величины. При этом...

условиях сохраняет нередко один и тот же тип, а отнюдь не становится из более симметричного менее симметричным. То же самое наблюдалось и в других случаях — хотя бы в тех опытах Тоуэра, о которых мы говорили в конце первой главы, и т. д. За то очень часто бывает, что сам организм реагирует на одни и те же влияния внешнего мира различно в зависимости от его предыдущих реакций, что в конце концов и приводит к тому, что мы называем асимметрией вариационного ряда.

В общем вопрос этот нельзя считать окончательно решенным, но, как бы то ни было, отчего бы в конце концов ни возникало асимметричное строение вариационного ряда, последнее является особенностью, при-

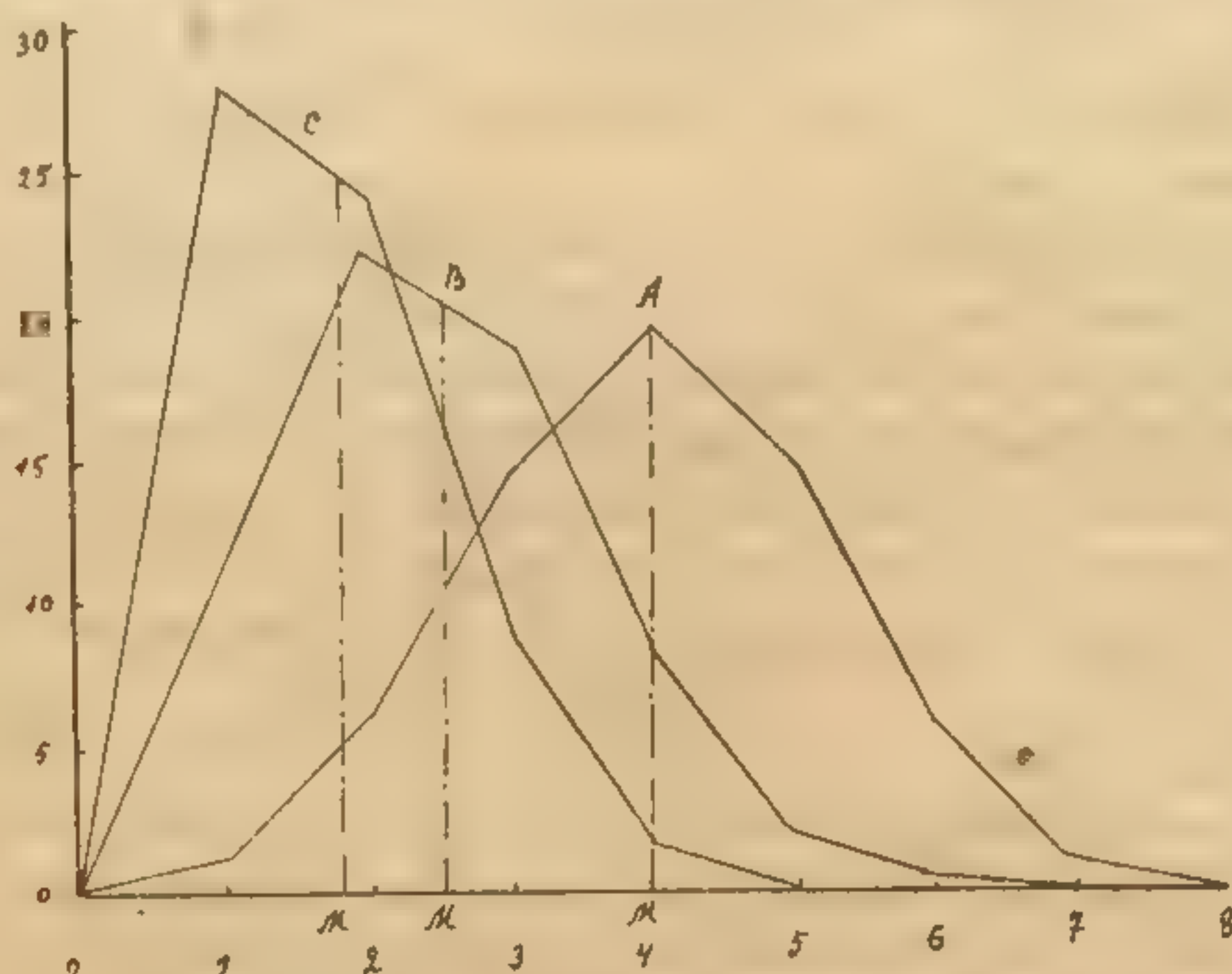


Рис. 17. Вариационные кривые биномов:

$$\begin{aligned} A &= (1 + 1)^6, \\ B &= \left(\frac{3}{2} + \frac{1}{2}\right)^6, \\ C &= \left(\frac{7}{4} + \frac{1}{4}\right)^6 \end{aligned} \quad \text{— По Дункеру.}$$

сущую очень многим эмпирическим рядам, почему мы и должны уметь количественно выражать его, если хотим сравнивать различные ряды в этом отношении друг с другом. Мерилом этой особенности различных рядов и является *цифра асимметрии*.

Заметим прежде всего, что при асимметрии одна половина вариационного ряда или кривой развита больше или увеличена за счет другой: благодаря этому в более сильно развитую половину кривой перемещается и ее средняя величина (см. напр. рис. 17). При этом совершенно условно принимается, что если имеет место увеличение правой половины кривой, то говорят о *положительной асимметрии*, если же увеличена левая половина кривой, то об *отрицательной асимметрии*. При положительной асимметрии средняя величина

лежит, вправо от наиболее частой варианты ряда, или моды, т. е. больше нее, при отрицательной асимметрии средняя величина, напротив, лежит влево от моды, т. е. меньше ее.

Наиболее простым способом измерения величины асимметрии является поэтому определение разности между средней величиной (M) и модой (M_0), при чем для большего удобства сравнения этой величины в различных рядах можно отнести такую разность хотя бы к квадратическому отклонению ряда (σ). Таким образом, для более грубого определения степени асимметрии можно пользоваться формулой:

$$M - Mo \quad 1),$$

при чем полученную этим путем величину иногда называют *коэффициентом асимметрии*.

Однако для выражения степени асимметрии существует и другой способ, рекомендуемый между прочим и Югансеном (12), при чем определяемая этим путем цифра асимметрии гораздо лучше выражает данную особенность ряда, отчего им чаще и пользуются теперь для этой цели.

При определении степени или *цифры асимметрии* этим путем пользуются суммой третьих степеней отклонений от средней величины, деленной на число членов ряда, т. е. моментом третьей степени от $M (\mu_3 = \frac{\sum r a^3}{n})$. — Мы видели выше, что момент первой степени нужен для определения средней величины, момент второй степени служит подобным же образом для вычисления квадратического отклонения — момент же третьей степени дает нам цифру асимметрии (S), определяемую по следующей формуле:

$$S = \left(\frac{\sum p a^3}{n} \right) : \sigma^3 = \frac{\mu_3}{\sigma^3},$$

т. е. путем отнесения момента третьей степени от средней величины к кубу квадратического уклонения. Приведение к σ нужно, конечно, для того, чтобы можно было иметь дело с числом не имевающим, а отвлеченным, и чтобы было удобно поэтому сравнивать полученную этим путем цифру асимметрии в различных рядах.

1) На самом деле формула эта не так проста, как она может показаться сначала, так как в ней речь идет не об эмпирической, а о теоретической моде, т. е. о моде той идеальной или теоретической кривой, которая лежит в основе данной эмпирической кривой. Теоретическая мода лежит всегда по другую сторону от медианы, чем средняя величина, при чем по Пирсону (22) расстояние теоретической моды от медианы вдвое больше расстояния средней величины от медианы, т. е.

$$Mo - Med = 2 (Med - M) \text{ или } Mo = 3 Med - 2 M.$$

Следовательно, чтобы найти теоретическую моду, следует определить совершенно точно величину медианы ряда (как мы делали это уже раньше—см. стр. 31) и среднюю величину, и только тогда мы можем пользоваться приведенной выше формулой для определения коэффициента асимметрии.

Что касается до причины, почему именно асимметрию ряда удобнее всего измерять суммой кубов отклонений от средней величины, то выбор для этого именно момента третьей степени диктуется следующими соображениями. Уклонения первой степени от M имеют различные знаки в зависимости от того, больше ли они средней величины или меньше ее, сумма же их равна всегда нулю. Квадраты уклонений, как это уже отмечалось выше, имеют все знак $+$, в кубах же уклонений от M мы снова сталкиваемся с различными знаками, ибо $(+\alpha)^3 = +\alpha^3$ и $(-\alpha)^3 = -\alpha^3$. Если кривая совершенно симметрична, то сумма третьих степеней этих уклонений, как и сумма их первых степеней, равна нулю, потому что при полной симметрии каждому положительному уклонению от M отвечает такое же отрицательное или каждой плюс-варианте такая же точно минус-варианта. Однако в эмпирических кривых этого обыкновенно не бывает и сумма третьих степеней положительных уклонений обыкновенно бывает несколько больше или меньше суммы третьих степеней отрицательных уклонений, при чем разность между этими двумя величинами (иначе говоря, алгебраическую сумму кубов уклонений) можно принять за наиболее подходящую во всех случаях меру асимметрии. Разделив последнюю величину на число членов ряда (n) и отнеся к σ^3 , мы и получим цифру асимметрии.

Возьмем два ряда с одинаковой средней величиной, но один совершенно симметричный, другой асимметричный. Первый или симметричный ряд носит следующий характер:

I ряд —

$$\frac{1}{1} \quad \frac{2}{6} \quad \frac{3}{15} \quad \frac{4}{20} \quad \frac{5}{15} \quad \frac{6}{6} \quad \frac{7}{1} \quad M = 4,00 \pm 0,153;$$

второй или асимметричный ряд таков:

II ряд —

$$\frac{1}{0} \quad \frac{2}{5} \quad \frac{3}{18} \quad \frac{4}{21} \quad \frac{5}{14} \quad \frac{6}{4} \quad \frac{7}{2} \quad M = 4,00 \pm 0,145.$$

Если теперь взять сумму третьих степеней уклонений от M в первом ряду, то мы получим:

$$1.(-3)^3 + 6.(-2)^3 + 15.(-1)^3 + 15.1^3 + 6.2^3 + 1.3^3 = 0.$$

Во втором ряду эта величина имеет уже другое значение, а именно здесь

$$\Sigma r\alpha^3 = 5.(-2)^3 + 18.(-1)^3 + 14.1^3 + 4.2^3 + 2.3^3 = -40 - 18 + 14 + 32 + 54 = +42.$$

Величину квадратического уклонения без труда определяем по указанной выше вероятной ошибке средней величины, именно: $\sigma = \pm m \sqrt{n} = \pm 0,145 \sqrt{64} = \pm 0,145 \cdot 8 = \pm 1,160$. Теперь легко можно вычислить и цифру асимметрии:

$$S = \frac{\mu^3}{\sigma^3} = \left(\frac{\sum p x^3}{n} \right) : \sigma^3 = \frac{+42}{64} : 1,16^3 = +0,42.$$

Таким образом, мы наблюдаем здесь положительную асимметрию, т. е. более сильное развитие правой половины кривой, выражающееся цифрой в 0,42. Заметим, что если цифра асимметрии ниже 0,25, то ее считают малой, если цифра асимметрии выше 0,50, то говорят уже о значительной асимметрии, на границе которой стоит и цифра асимметрии во взятом нами примере ¹⁾.

Высшего своего развития асимметрия достигает в *односторонних* или *половинных кривых*, как называл их прежде де Фриз, описавший впервые это явление у некоторых растений (28). В подобных кривых их асимметрия заходит так далеко, что одна из половин такой кривой совершенно отсутствует и кривая, начинаясь сразу со своей моды, лежащей довольно близко к средней величине, быстро падает вниз. Наш рис. 18 изображает подобную одностороннюю кривую числа лепестков в 281 цветках болотного растения калужницы (*Caltha palustris*); такие же отношения де Фриз наблюдал в цветах и других растений (например, у *Acer*, *Weigelia*, *Potentilla*), а также в случае различных растительных уродств и т. д.

Определим цифру асимметрии для случая, изображенного на рис. 18. Средняя величина данного ряда $M = 5,29 \pm 0,010$ — отсюда $\sigma = m \sqrt{n} = 0,040 \cdot \sqrt{281} = 0,670$. Момент третьей степени от средней величины, которую для этого можно округлить до 5,3, вычисляется по следующей формуле:

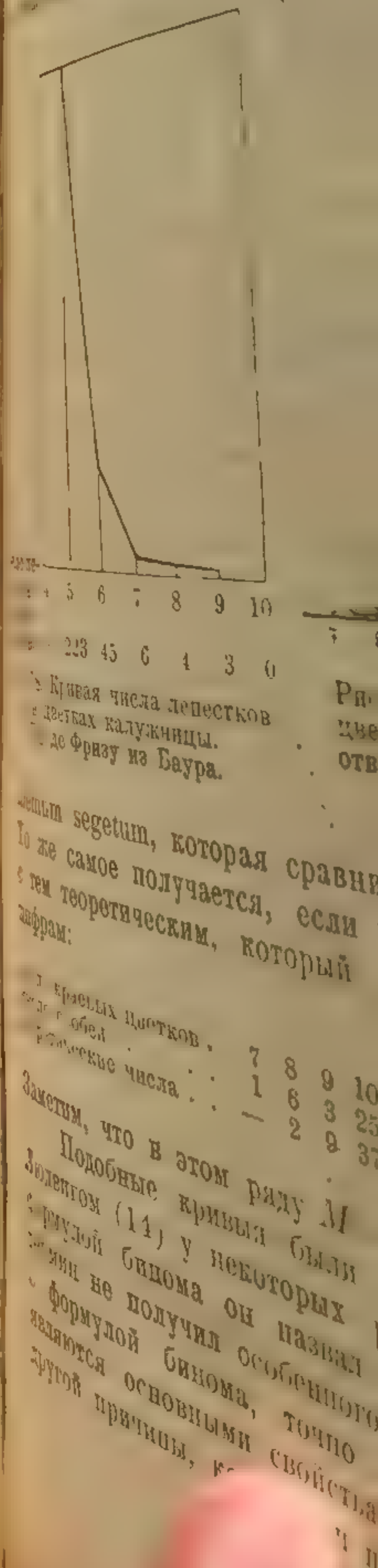
$$\mu_3 = \frac{\sum p x^3}{n} = \frac{223 \cdot (-0,3)^3 + 45 \cdot 0,7^3 + 6 \cdot 1,7^3 + 4 \cdot 2,7^3 + 3 \cdot 3,7^3}{281} = \frac{269,683}{281} = 0,960.$$

Для получения цифры асимметрии остается лишь отнести эту величину к кубу квадратического уклонения:

$$S = \frac{\mu}{\sigma^3} = \frac{0,96}{0,67^3} = +3,2^2).$$

¹⁾ Если определить коэффициент асимметрии в данном примере по первому способу, то получаются следующие цифры. Точная величина медианы во II ряду $Med = 3,93$. Теоретическая мода вычисляется по указанной выше формуле: $Mo = 3 Med - 2 M = 3 \cdot 3,93 - 2 \cdot 5,29 = 3,79$. Отсюда коэффициент асимметрии $\frac{M - Mo}{\sigma} = \frac{5,29 - 3,79}{1,16} = +0,18$.

²⁾ Вернее здесь $S = +3,118$, если вычислить эту величину по более точному способу, с которым мы познакомимся дальше.



Здесь, таким образом, наблюдается уже очень значительная асимметрия, цифра которой выше 3.

Помимо асимметрии в некоторых кривых можно подметить еще одну особенность, носящую название *высоковершинности* или *эксцессивности*. — Под именем высоковершинных или эксцессивных кривых понимают такие, у которых вершина поднимается значительно выше, чем это следует в теоретической или идеальной кривой, если их сравнивать с последней. На рис. 19 мы видим как раз это явление по отношению к кривой числа краевых цветков у сложноцветного *Chrysanthemum*.

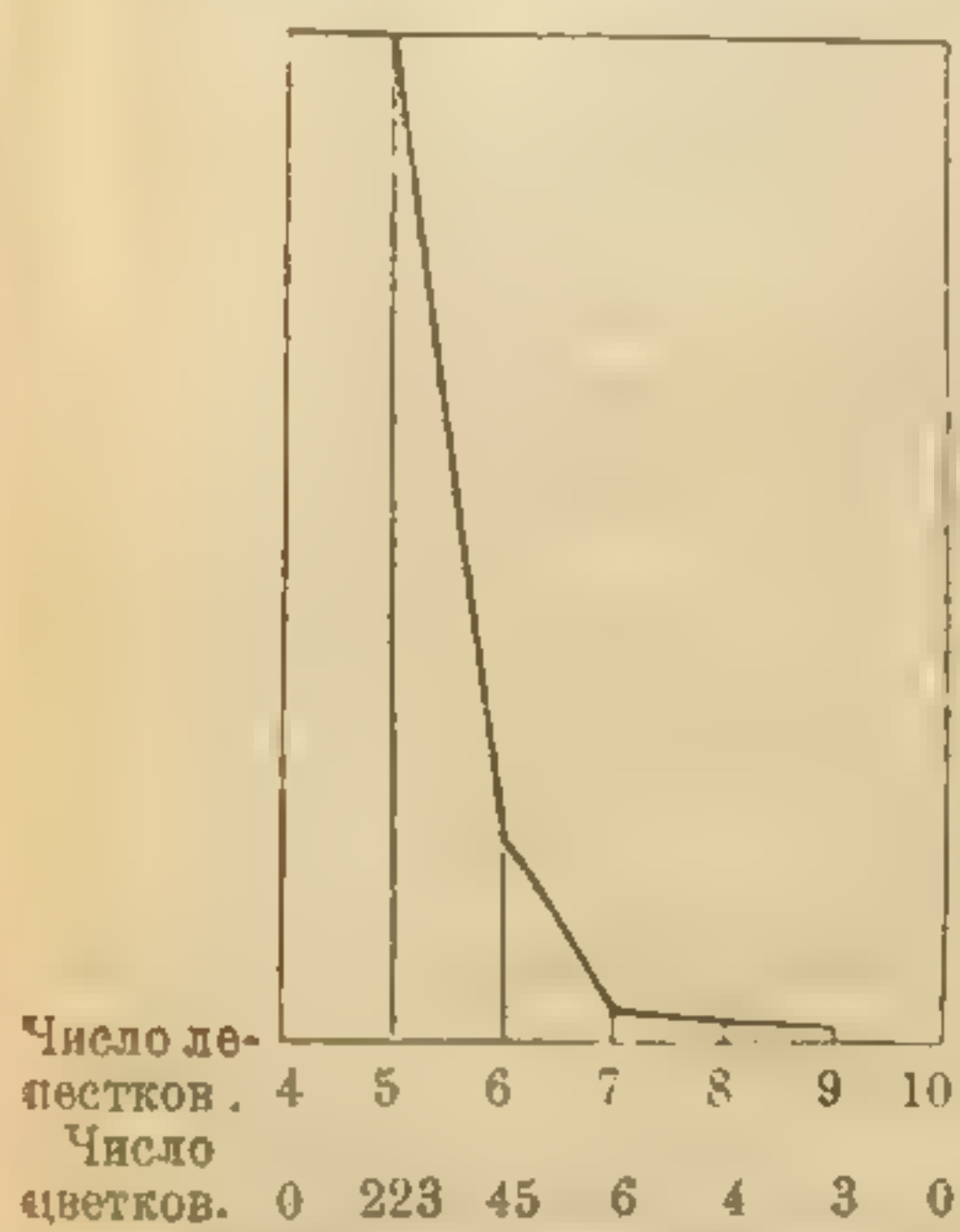


Рис. 18. Кривая числа лепестков в цветках калужницы. По де Фризу из Баура.

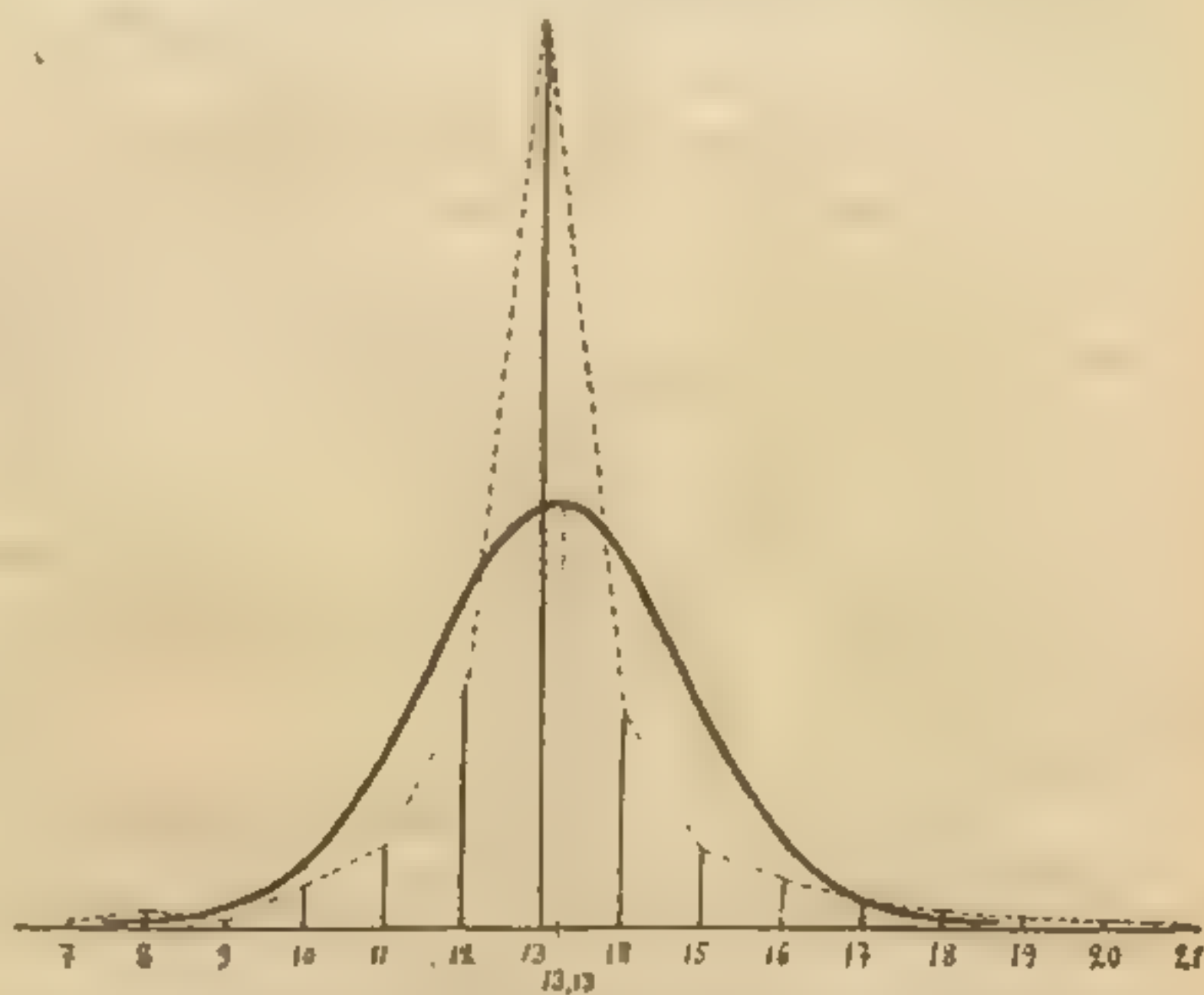


Рис. 19. Высоковершинная кривая числа краевых цветков у *Chrysanthemum segetum* (пунктиром) и отвечающая ей теоретическая кривая (сплошная). Из Иоганнсена.

themum segetum, которая сравнивается при этом с нормальной кривой. То же самое получается, если мы сравним данный вариационный ряд с тем теоретическим, который отвечает ему, как видно по следующим цифрам:

число краевых цветков .	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
число особей	1	6	3	25	46	141	529	129	47	30	15	12	8	6	2
теоретические числа . . .	—	2	9	37	100	188	243	215	132	55	16	3	—	—	—

Заметим, что в этом ряду $M = 13,183 \pm 0,051$ и $S = +1,157$.

Подобные кривые были описаны впервые известным ботаником Людвигом (14) у некоторых растений, при чем за их несовпадение с формулой бинома он назвал их «гипербиномиальными». Однако этот термин не получил особенного распространения, так как несовпадение с формулой бинома, точно так же как и высоковершинность не являются основными свойствами данных кривых, а сами вытекают из другой причины, которую и приходится считать здесь за основную.

Итак, что же обуславливает собою своеобразие эксцессивных кривых со всеми их особенностями? Эта основная причина ясно выступает и на рис. 19 и в приведенном выше числовом выражении данного ряда, если такую кривую или ряд сравнивать с нормальными. Мы видим в обоих случаях, что эмпирический ряд и кривая заметно переходят за границы теоретического ряда и кривой, благодаря чему и возникает в качестве вторичного явления их высоковершинность и несовпадение с формулой бинома. Мы знаем, что фактической границей нормального ряда является расстояние в обе стороны от M на 3σ , внутри которого лежит 99,7% всех вариантов, вне же его только 0,3%. Это имеет однако место лишь в нормальных рядах, в эксцессивных же под влиянием различных внешних условий крайних вариантов возникает значительно больше, чем требуется теорией, и за пределами $\pm 3,0\sigma$ лежит больше, чем 0,3% вариантов. Так, в приведенном выше ряду $M = 13,183$, $\sigma = 1,609$, следовательно, границами расстояния в $\pm 3\sigma$ от M будут варианты в 8,356 и 18,010: вне этих пределов приходится 23 особи из общего числа $n = 1000$; т. е. 2,3% вместо 0,3%, требуемых теорией. Таким образом, в последнем и заключается главная особенность эксцессивных кривых, а их высоковершинность и расхождение с формулой бинома лишь вытекают из нее, как вторичные следствия.

Конечно, для определения степени высоковершинности или лучше величины эксцесса данных кривых должен быть выработан специальный способ, в роде того, с которым мы познакомились выше для асимметрии. И, действительно, для определения величины эксцесса лучше всего исходить из суммы четвертых степеней отклонений от средней величины, деленной на число членов ряда, т. е. из момента четвертой степени от M

$$\mu_4 = \frac{\sum p x^4}{n}$$

Заметим, что, как показывает специальный математический анализ, между моментами второй и четвертой степени от средней величины существует определенное соотношение, именно

$$\mu_4 = 3\mu_2^2;$$

отсюда

$$\frac{\mu_4}{\mu_2^2} = 3.$$

т. е. отношение момента четвертой степени к квадрату момента второй степени или, что то же самое, к четвертой степени квадратического отклонения равно в идеальном ряду 3. В эксцессивных рядах это отношение нарушается в пользу числителя, т. е. момента четвертой степени от M , отчего все отношение становится больше 3. Поэтому за вели-

Здесь $M = 5,004 \approx 5,013$, $\sigma = 1,41$.
Значит можно округлить до 5,0.
В этом случае имеем:

уклонения (x)	± 1
частота (p)	120
x^4	1
px^4	120

$$\text{Откуда } \mu_4 = \frac{\sum px^4}{n}$$

$$E_4 = \frac{\mu_4}{\mu_2^2} - 3 = \frac{0,508}{0,441} - 3 =$$

Таким образом, здесь величина E_4 больше, чем в два раза, что чисто опять так, как и в тех случаях, когда E_4 близок к нулю, т. е. становится отрицательным. Это ясно указывает на то, что в эксцессивных рядах E_4 не может быть равно нулю, а всегда больше 3.

тину эксцесса обычно и принимают разность между данным отношением и 3 или, обозначая эту величину, как Ex ,

$$Ex = \left(\frac{\sum px^4}{n} : \sigma^4 \right) - 3 = \frac{\mu_4}{\mu_2^2} - 3.$$

Если мы по этой формуле определим величину эксцесса в ряду, изображенном на рис. 19, то получим $Ex = +4,810$. Прделаем эти вычисления для другого ряда, относящегося уже к представителю животного царства, именно к числу каналов у гидромедузы *Pseudoclytia pentacta*. Ряд этот имеет такой вид:

число каналов . .	2	3	4	5	6	7	8
число особей . .	1	8	56	860	64	6	1

Здесь $M = 5,004 \pm 0,0139$, при чем эту величину для удобства вычислений можно округлить до 5,0.

В этом случае имеем:

уклонения (x) . .	1	2	3
частота (p) . . .	120	11	2
x^4	1	16	81
px^4	120	224	162

$$\text{Отсюда } \mu_4 = \frac{\sum px^4}{n} = \frac{506}{996} = 0,508.$$

Согласно приведенной выше формуле

$$Ex = \frac{\mu_4}{\sigma^4} - 3 = \frac{0,508}{0,441^4} - 3 = 13,431 - 3 = 10,431)^1.$$

Таким образом, здесь величина эксцесса превосходит величину ее в первом примере больше, чем в два раза.

Заметим, что чисто опять таки условно принимают за незначительный эксцесс те случаи его, когда эта величина меньше, чем $+0,4$. Уменьшаясь вниз от этой цифры, эксцесс в некоторых случаях делается меньше нуля, т. е. становится отрицательным. В этом случае говорят уже об отрицательно-эксцессивных или *низковершинных кривых*. Для последних характерно, что их вершина лежит ниже вершины нормальной кривой, главное же, что такие кривые заканчиваются в обе стороны от средней величины на расстоянии меньшем, чем 3σ . Однако отрицательный эксцесс не может быть меньше -2 , так как уже при этой величине эксцесса получают две самостоятельные кривые. Вообще

¹⁾ Если вычислить эту величину по более точному способу, с которым мы сейчас познакомимся, то получим другую, более верную, цифру, именно $Ex = +10,389$.

же низковершинные кривые с сильно выраженным отрицательным эксцессом имеют уже две самостоятельные вершины и относятся благодаря этому к категории *двувершинных кривых*, о которых мы будем говорить в конце этой главы¹⁾.

Выше мы отмечали уже, что в более длинных рядах вычисление средней величины и квадратического отклонения гораздо удобнее вести по способу моментов, исходя при этом из приближенной средней величины A и вычисляя момент первой и второй степени первоначально от нее, при чем от этих моментов (v_1 и v_2) легко перейти уже к истинной средней величине ряда M и квадратическому отклонению σ , так как

$$M = A + v_1 \cdot \lambda$$

$$\sigma^2 = v_2 - v_1^2 \cdot \lambda$$

где λ — величина классового промежутка между вариантами. Этот же способ моментов может быть с полным успехом применен при вычислении цифры асимметрии и эксцесса.

В самом деле, для получения этих величин нам необходимо определить величину моментов третьей и четвертой степени от средней величины ряда. Конечно, гораздо легче определить эти моменты от приближенной средней величины A (v_3 и v_4) и уже от них перейти к моментам от M (μ_3 и μ_4). Мы и должны теперь установить зависимость между теми и другими величинами, как это раньше было сделано для моментов второй степени, причем, как мы видели на стр. 52,

$$\mu_2 = v_2 - v_1^2 \cdot \lambda$$

Пойдем здесь тем же путем, как мы шли раньше при выводе последней формулы. — Уклонение от M (α) отличаются от соответствующих отклонений от A (a) на величину момента первой степени от A , т. е. v_1 :

$$a = \alpha + v_1$$

¹⁾ Нельзя не отметить, что в экономической статистике для понятий эксцесса высоковершинных и низковершинных кривых установились другие термины, именно при этом говорят о *рассеянии* или *дисперсии*. То, что мы обозначали, как эксцесс, называют *коэффициентом рассеяния*, случаи высоковершинных кривых рассматриваются, как *сверхнормальное рассеяние*, а случаи низковершинных кривых, как *поднормальное рассеяние*. Нельзя не признать, что эти термины гораздо лучше отражают в себе истинное положение вещей, однако для определения степени дисперсии экономисты-статистики пользуются уже совершенно иными приемами, чем статистики-биологи (см. об этом в указанных на стр. 11 учебниках статистики Чупрова, Фриденцкого и Кауфмана). Вот почему мы предпочитаем держаться установленных в биологии понятий эксцесса, высоковершинных и низковершинных кривых.

Отсюда $\frac{\sum p a^3}{n} = \frac{\sum p (a + v_1)^3}{n}$ или

$$\frac{\sum p a^3}{n} = \frac{\sum p a^3}{n} + \frac{3 \sum p a^2 v_1}{n} + \frac{3 \sum p a v_1^2}{n} + \frac{\sum p v_1^3}{n}.$$

Производим некоторые преобразования: в последнем члене $\sum p = n$ (сумма частот всех вариантов равна общему числу членов ряда), почему эти две величины сокращаются, в третьем члене один из множителей, именно $\sum p a = 0$ (сумма всех отклонений от истинной средней равна нулю), значит, и весь этот член равен нулю. Благодаря этому последнее равенство можно переписать в таком виде:

$$\frac{\sum p a^3}{n} = \frac{\sum p a^3}{n} + 3 \frac{\sum p a^2 v_1}{n} + v_1^3 \text{ или}$$

$$v_3 = \mu_3 + 3 \mu_2 v_1 + v_1^3.$$

Подставляем, наконец, величину $\mu_2 (= v_2 - v_1^2)$ и получаем:

$$v_3 = \mu_3 + 3 v_2 v_1 - 3 v_1^3 + v_1^3 = \mu_3 + 3 v_2 v_1 - 2 v_1^3,$$

$$\text{откуда } \mu_3 = v_3 - 3 v_2 v_1 + 2 v_1^3.$$

Теперь мы можем выразить, очевидно, и цифру асимметрии уже не в виде момента третьей степени от M , а в виде моментов от приближенной средней A , оперировать с которыми, конечно, гораздо удобнее. При этом получаем:

$$S = \frac{\mu_3}{\sigma^3} = \frac{v_3 - 3 v_2 v_1 + 2 v_1^3}{\sigma^3} = \frac{v_3 - 3 v_2 v_1 + 2 v_1^3}{(\sqrt{v_2 - v_1^2})^3}.$$

Выведем теперь тем же путем такую же формулу для эксцесса. При этом имеем:

$$\frac{\sum p a^4}{n} = \frac{\sum p (a + v_1)^4}{n} \text{ или}$$

$$\frac{\sum p a^4}{n} = \frac{\sum p a^4}{n} + \frac{4 \sum p a^3 v_1}{n} + \frac{6 \sum p a^2 v_1^2}{n} + \frac{4 \sum p a v_1^3}{n} + \frac{\sum p v_1^4}{n}.$$

В последнем члене, возможно сокращение $[\sum p = n]$, предпоследний член, как равный нулю ($\sum p a = 0$), выпадает. Благодаря этому данное равенство принимает такой вид:

$$v_4 = \mu_4 + 4 \mu_3 v_1 + 6 \mu_2 v_1^2 + v_1^4.$$

Здесь мы имеем дело со случаем классовых вариантов; придадим поэтому данному ряду вид определенных вариантов, приняв за последние середины каждого класса. При этом данный ряд принимает такой вид:

варианты (V)	75	78	81	84	87	90	93	96	99	102	105	108	111
частота (p)	1	2	6	13	23	30	35	39	28	12	5	5	1

Для вычисления констант по способу моментов необходимо принять какую-нибудь из вариантов за нулевой пункт или за приближенную среднюю. Остановимся для этого на медиане данного ряда ($Med = 93$) и выразим остальные варианты в виде отклонений от нее, приняв здесь за величину классового промежутка цифру 3 ($h = 3$). При этом имеем:

отклонения (a)	-6	-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	+6
частота (p)	1	2	6	13	23	30	35	39	28	12	5	5	1

Чтобы получить моменты первой и третьей степени от A, придется различать знаки отклонений, напротив, при определении моментов второй и четвертой степени знаки не имеют значения. Вот почему лучше всего расположить все вычисления таким образом, чтобы момент первой степени от A определялся вместе с моментом третьей степени и момент второй степени с моментом четвертой степени. Для нашего ряда имеем:

отклонения (a)	0	1	2	3	4	5	6
частота (p)	(35)	39	28	12	5	5	1
разность		30	23	13	6	2	1
для ν_1 умножается на		+9	+5	-1	-1	+3	0
и $\Sigma pa =$							
для ν_3 умножается на		1	8	27	64	125	216
и $\Sigma pa^3 =$		+9	+40	-27	-64	+375	+333

подобным же образом

отклонения (a)	0	1	2	3	4	5	6
частота (p)	(35)	39	23	12	5	5	1
сумма		30	23	13	6	2	1
для ν_2 умножается на		1	4	9	16	25	36
и $\Sigma pa^2 =$		69	+204	-225	+176	+175	-921
для ν_4 умножается на		1	16	81	256	625	1296
и $\Sigma pa^4 =$		69	+816	+2025	+2516	+4375	+2592

Отсюда без труда определяем величины всех четырех моментов от A

$$\begin{aligned} v_1 &= \frac{+27}{200} = +0,135 & v_2 &= \frac{921}{200} = 4,605 \\ v_3 &= \frac{+333}{200} = +1,665 & v_4 &= \frac{12693}{200} = 63,465. \end{aligned}$$

Теперь остается применить выведенные нами выше формулы и на основании их определить величину каждого из элементов ряда. При этом получаем:

$$M = A + v_1 \cdot \lambda = 93 + 0,135 \cdot 3 = 93,405;$$

$$\sigma = \sqrt{v_2 - v_1^2 \cdot \lambda} = \sqrt{4,605 - 0,135^2 \cdot 3} = \sqrt{4,5868} \cdot 3 = 2,1417 \cdot 3 = 6,4251;$$

$$\begin{aligned} S &= \frac{v_3 - 3v_2v_1 + 2v_1^3}{2,1417^3} = \frac{1,665 - 3 \cdot 4,605 \cdot 0,135 + 2 \cdot 0,135^3}{2,1417^3} = \\ &= \frac{1,665 - 1,8650 + 0,0049}{9,8237} = \frac{-0,1951}{9,8237} = -0,0198; \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} Er &= \frac{v_4 - 4v_3v_1 + 6v_2v_1^2 - 3v_1^4}{2,1417^4} - 3 = \\ &= \frac{63,465 - 4 \cdot 1,665 \cdot 0,135 + 6 \cdot 4,605 \cdot 0,135^2 - 3 \cdot 0,135^4}{2,1417^4} - 3 = \\ &= \frac{63,4650 - 0,8991 + 0,5035 - 0,0003}{21,0388} - 3 = \frac{63,0691}{21,0388} - 3 = \\ &= -0,0473. \end{aligned}$$

Как видно по этим цифрам (цифра асимметрии приблизительно—0,02, эксцесс около—0,05); и асимметрия и эксцесс оба отрицательные, но настолько незначительные, что с ними можно фактически и не считаться, а данный ряд следует благодаря этому признать за весьма близкий к нормальному.

Познакомившись теперь с главными и второстепенными элементами каждого вариационного ряда, мы можем перейти к классификации таких рядов, т. е. к вопросу о различных *типах вариационных кривых*, разработанному, главным образом, Пирсоном.

Уже в одной из своих первых работ по данному вопросу (17) Пирсон установил кроме идеальной или нормальной кривой, с которой мы не раз уже имели дело (рис. 16); еще 4 типа кривых, отличающихся от нее большей или меньшей асимметрией, эксцессивностью и другими признаками (типы I—IV). Несколько позже (20) им было описано два новых типа кривых (тип V и тип VI) и, наконец, в

1905 году (24) установлен еще один тип (тип VII), так что в настоящее время кроме нормальной или идеальной кривой (кривой Гаусса, как ее иногда называют), мы можем различать еще 7 отличающихся от нее типов кривых.

В нашу задачу здесь отнюдь не входит подробное рассмотрение всех этих типов, а тем более их математический анализ, вывод формулы кривой каждого типа и т. д. Все это завело бы нас очень далеко, потребовав применения некоторых более сложных математических построений, и в то же время дало бы сравнительно мало для нашей главной цели — изучения изменчивости в животном и растительном царстве, для которого учение о кривых распределения имеет лишь второстепенное значение. Вот почему, отсылая интересующегося этим читателя к работам Дункера (7), Эльдертонна (9), Орженцкого (15), Леонтовича (13) и Слущкого (27), мы остановимся здесь лишь на способе определения принадлежности кривой к тому или иному типу и дадим два, три примера наиболее распространенных типов их.

Определение принадлежности кривой к тому или другому типу совершается довольно просто, так как для этого Пирсоном даны совершенно определенные правила. — При этом необходимо прежде всего вычислить моменты первых четырех степеней от приближенной средней A ($\nu_1, \nu_2, \nu_3, \nu_4$) и по ним такие же моменты от истинной средней M ($\mu_1, \mu_2, \mu_3, \mu_4$) на основании уже знакомых нам формул:

$$\begin{aligned}\mu_1 &= 0; & \mu_3 &= \nu_3 - 3\nu_2\nu_1 + 2\nu_1^3; \\ \mu_2 &= \nu_2 - \nu_1^2; & \mu_4 &= \nu_4 - 4\nu_3\nu_1 + 6\nu_2\nu_1^2 - 3\nu_1^4.\end{aligned}$$

Затем на основании этих моментов от M вычисляются две вспомогательные величины β_1 и β_2 , при чем для них даны следующие формулы:

$$\beta_1 = \frac{\mu_3^2}{\mu_2^3}; \quad \beta_2 = \frac{\mu_4}{\mu_2^2}.$$

Эти вспомогательные величины не являются для нас чем то новым, так как мы имели с ними дело уже раньше, но под другими названиями. Действительно, формулы для цифры асимметрии (S) и эксцесса (Ex), если их выразить в моментах от M , таковы:

$$S = \frac{\mu_3}{\mu_2^{3/2}} = \frac{\mu_3}{(\mu_2^3)^{1/2}} \quad \text{и} \quad Ex = \frac{\mu_4}{\mu_2^2} - 3 = \frac{\mu_4}{\mu_2^2} - 3.$$

Отсюда совершенно ясно, что

$$\beta_1 = S^2 \quad \text{и} \quad \beta_2 = Ex + 3.$$

Наконец, на основании вспомогательных величин β_1 и β_2 вычисляется особая величина, называемая *критической функцией* или *критерием типа кривой* и обозначаемая буквой F , на основании которой сразу решается вопрос о принадлежности кривой к тому или иному типу их.

Если различать кроме нормальной еще 7 типов кривых, то критическая функция вычисляется по следующей формуле ¹⁾:

$$F = \frac{\beta_1 (\beta_2 + 3)^2}{4 (4\beta_2 - 3\beta_1) (2\beta_2 - 3\beta_1 - 6)}$$

Тип кривой устанавливается по следующей таблице:

$F = 0$	Тип I
$F = 0$ $\left\{ \begin{array}{l} \beta_1 = 0 \quad \beta_2 = 3 \\ \beta_1 = 0 \quad \beta_2 < 3 \\ \beta_1 = 0 \quad \beta_2 > 3 \end{array} \right.$	Нормальная кривая Тип II Тип VII
$F = 0$ и < 1	Тип IV
$F = 1$	Тип V
$F = 1$ и ∞	Тип VI
$F = \infty$	Тип III

Чтобы составить себе некоторое представление о том, как выглядят кривые всех этих типов, дадим здесь небольшую табличку их характерных особенностей, принимая для этого в расчет лишь симметрию или асимметрию каждой такой кривой и протяжение ее абсциссы. При этом мы имеем следующую схему:

- I. Кривая ограничена с обеих сторон
 1. Асимметрична . . . Тип I
 2. Симметрична . . . Тип II
- II. Кривая ограничена лишь с одной стороны и асимметрична . . . Типы III, V и VI
- III. Кривая не ограничена в обе стороны
 1. Асимметрична . . . Тип IV
 2. Симметрична . . . Типы VII и VIII (нормальная кривая)

¹⁾ Если различать только 4 первых типа, то формула для критической функции гораздо проще, именно в этом случае $F = 2\beta_2 - 3\beta_1 - 6$. Классификация кривых при этом такова:

$F < 0$ $\left\{ \begin{array}{l} \beta_1 > 0 \\ \beta_1 = 0 \quad \beta_2 < 3 \end{array} \right.$	Тип I Тип II
$F = 0$ $\left\{ \begin{array}{l} \beta_1 > 0 \quad \beta_2 > 3 \\ \beta_1 = 0 \quad \beta_2 = 3 \end{array} \right.$	Тип III Нормальная кривая
$F > 0$ и $\beta_1 < 0 \quad \beta_2 > 3$	Тип IV

Добавим к этому, что тип II является в сущности лишь частным случаем типа I, когда ряд вполне симметричен, тип III является переходом между типом I и VI, а тип V — переходом между типом IV и VI, наконец, тип VII отличается от нормальной кривой своей эксцессивностью (в типе VIII $\beta_2 = 3$, в типе VII $\beta_2 > 3$). Впрочем, все эти типы очень редки, точно так же как и тип VI, самыми же распространенными кривыми являются относящиеся к типам I и IV. Приведем поэтому примеры лишь рядов, относящихся к двум последним типам, а также к типу VIII или нормальной кривой.

Возьмем прежде всего ряд, изображающий изменчивость числа лучей или ребер на нижней створке раковины моллюска *Pecten opercularis* из одной местности Англии (Firth of Forth), который был исследован Дэвенпортом (3). При этом имеем:

число лучей (V)	14	15	16	17	18	19	20	21
частота (p)	1	8	63	154	164	96	20	2

Приняв за нулевой пункт или приближенную среднюю A варианту 17, вычисляем от нее все моменты и получаем:

$$\begin{aligned} \gamma_1 &= \frac{342}{508} = 0,6732; & \gamma_3 &= \frac{1446}{508} = 2,8465; \\ \gamma_2 &= \frac{864}{508} = 1,7008; & \gamma_4 &= \frac{4104}{508} = 8,0787. \end{aligned}$$

(Читателю рекомендуется проверить самому справедливость всех этих, а также последующих вычислений).

От этих моментов переходим к моментам от M и согласно приведенным выше формулам получаем:

$$\mu_2 = 1,2475; \quad \mu_3 = 0,0217; \quad \mu_4 = 4,4223.$$

Теперь легко можно определить обе вспомогательные величины, так как

$$\beta_1 = \frac{\mu_3^2}{\mu_2^3} = \frac{0,0217^2}{1,2475^3} = 0,0002 \text{ и } \beta_2 = \frac{\mu_4}{\mu_2^2} = \frac{4,4223}{1,2475^2} = 2,8414.$$

Наконец, величина критической функции такова:

$$F = \frac{\beta_1 (\beta_2 + 3)^2}{4 (\beta_2 - 3\beta_1) (2\beta_2 - 3\beta_1 - 6)} = \frac{0,0002 \cdot 5,8414^2}{4 \cdot 11,3650 - 0,3178} = -0,0005.$$

Эта величина настолько близка к нулю (как и величина β_1) и величина β_2 настолько близка к 3, что данный ряд согласно приведенной выше таблице лучше всего признать за выражение нормальной кривой или типа VIII.

Берем другой пример—именно ряд числа так называемых мюллеровых железок на внутренней стороне передней ноги у 2000 экземпляров свиньи согласно данным Дэвенпорта и Бёлларда (6). При этом имеем:

число желез (V)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
частота (p)	15	209	365	482	414	277	134	72	22	8	2

Приняв за приближенную среднюю А варианту 4, получаем в качестве моментов от нее:

$$\begin{aligned} \nu_1 &= \frac{998}{2000} = 0,499; & \nu_3 &= \frac{3872}{2000} = 1,936; \\ \nu_2 &= \frac{6148}{2000} = 3,074; & \nu_4 &= \frac{48568}{2000} = 24,284. \end{aligned}$$

От них переходим к моментам от М, получая при этом:

$$\mu_2 = 2,8250; \quad \mu_3 = 2,4173; \quad \mu_4 = 24,8263;$$

откуда вычисляем без труда вспомогательные величины:

$$\beta_1 = \frac{\mu_3^2}{\mu_2^3} = \frac{2,4173^2}{2,8250^3} = 0,2592 \text{ и } \beta_2 = \frac{\mu_4}{\mu_2^2} = \frac{24,8263}{2,8250^2} = 3,1108.$$

Наконец, на основании этих вспомогательных величин, определяем и критическую функцию:

$$F = \frac{\beta_1 (\beta_2 + 3)^2}{4 (4\beta_2 - 3\beta_1) (2\beta_2 - 3\beta_1 - 6)} = \frac{0,2592 \cdot 6,1108^2}{4 \cdot 11,6656 - 0,5560} = -0,373.$$

Здесь критическая функция значительно ниже нуля, почему согласно приведенной выше таблице приходится признать, что данный ряд относится к кривым типа I. Как видно по рис. 20, где изображено графическое построение данного ряда и теоретическая кривая типа I, они, действительно, очень близки друг к другу, отличаясь в то же время заметно от нормальной кривой, что мы видели уже выше при вычислении теоретических чисел для данного ряда (см. стр. 59).

Возьмем, наконец, еще один и притом последний пример. Дело идет о числе верхних зубцов на лобном придатке (rostrum) у креветки *Palaeomonetes varians*, которое было подсчитано Уэльдоном (30) у 915 экземпляров этого ракообразного, при чем получился следующий ряд:

число зубцов (V)	1	2	3	4	5	6	7
частота (p)	2	18	123	372	349	50	1

Рис 20

Приняв за среднюю моду 4, получаем

а в качестве моментов

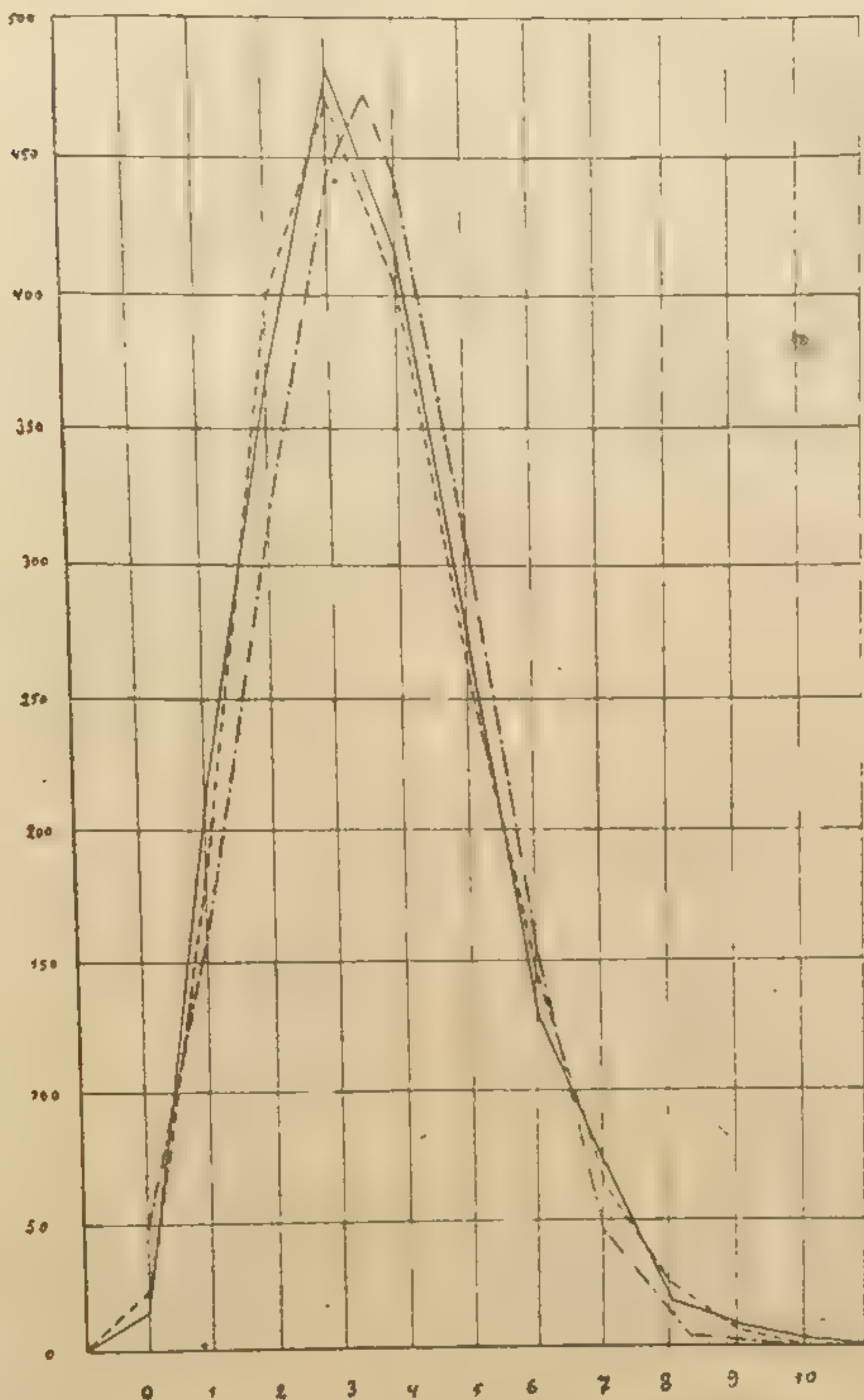


Рис. 20. Кривая числа мюллеровых железок у свиньи:
 — наблюдаемая кривая
 - - - - - теоретическая кривая типа I
 - · - · - нормальная кривая.
 По Дэвенпорту.

Приняв за нулевой пункт медиану (и в то же время эмпирическую моду) 4, получаем:

$$\begin{aligned} \nu_1 &= \frac{287}{915} = 0,3136; & \nu_3 &= \frac{455}{915} = 0,4972; \\ \nu_2 &= \frac{771}{915} = 0,8426; & \nu_4 &= \frac{1803}{915} = 1,9705, \end{aligned}$$

а в качестве моментов от M

$$\mu_2 = +0,7442; \quad \mu_3 = -0,2339; \quad \mu_4 = +1,8210.$$

Отсюда

$$\beta_1 = \frac{\mu_3^2}{\mu_2^3} = \frac{0,2339^2}{0,7442^3} = 0,1327 \text{ и } \beta_2 = \frac{\mu_4}{\mu_2^2} = \frac{1,5210}{0,7442^2} = 3,2880$$

$$\text{и } F = \frac{\beta_1 (\beta_2 - 3)^2}{4 (4\beta_2 - 3\beta_1) (2\beta_2 - 3\beta_1 - 6)} = \frac{0,1327 \cdot 6,288^2}{4 \cdot 12,7539 \cdot 0,1779} = 0,5671.$$

Здесь величина критической функции лежит между нулем и единицей ($0 < F < 1$), почему мы и должны отнести данную кривую к типу IV. Рис. 21 изображает рядом с этой кривой и теоретическую кривую последнего типа, при чем мы видим здесь, что они почти совпадают.

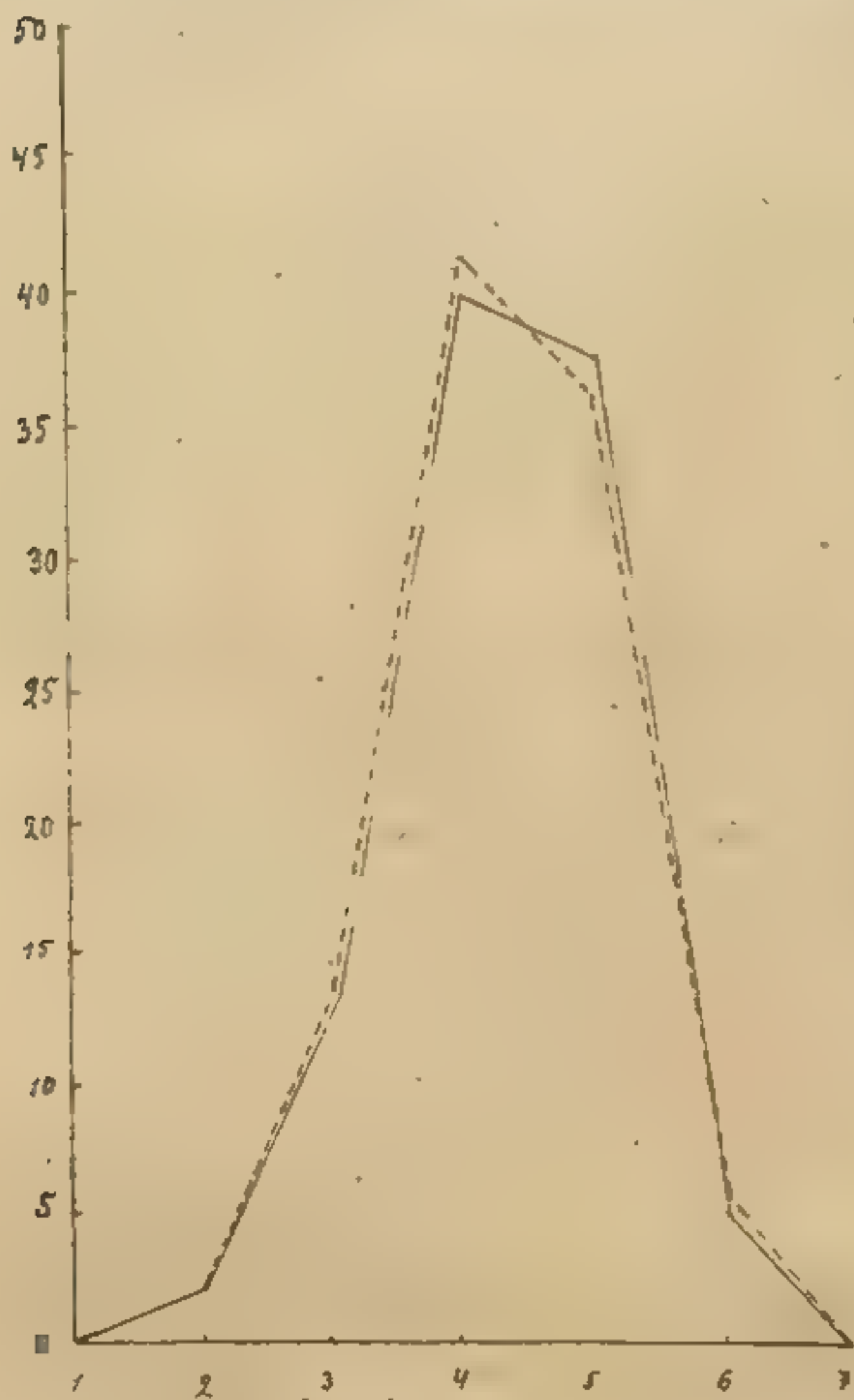


Рис. 21. Кривая числа зубцов у *Palaemonetes varians*:

— наблюдаемая кривая
- - - - - теоретическая кривая типа IV.
Из Дункера.

Совершенно своеобразную группу кривых составляют так называемые *двухвершинные* и вообще *многовершинные* кривые. Наиболее характерным для этих кривых является присутствие в них двух или нескольких максимумов распределения, иначе говоря, двух или нескольких наиболее частых вариантов или мод, как мы условились их называть раньше. Вот почему эти кривые называются также *бимодальными* и *мультимодальными* кривыми.

В качестве чрезвычайно instructивных примеров двухвер-

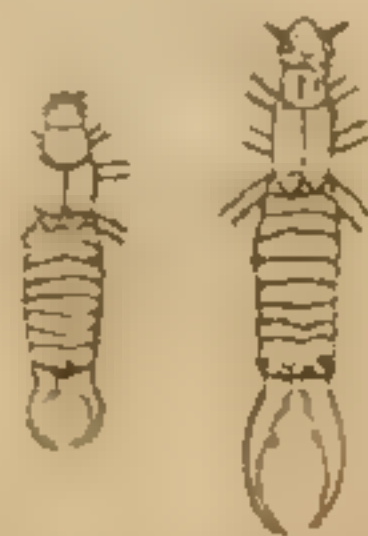


Рис. 22. Два типа самцов ухвертки *Forficula auricularia*.—По Бэтсону.

шинных кривых можно привести те два, на которых и было открыто это явление—с одной стороны, зоологом Бэтсоном (1), с другой, ботаником де Фризом (29). Первый пример касается длины клещей у самцов ухвертки *Forficula auricularia*, второй—числа краевых цветков у сложноцветного *Chrysanthemum segetum*.

до сих пор
Бэтсон (1)
де Фриз (29)
число цветков
ухвертки

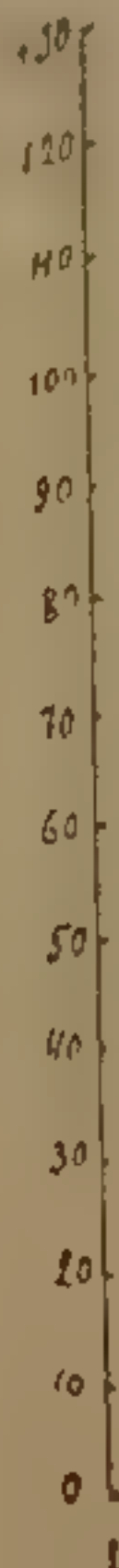


Рис. 23
у са

То же самое
привлечь внимание
находятся в глаза две

длина клещей
в миллим.
число особей

Определив эле
самостоятельно чита

$M = 5,48$ мм.

Таким образом, зд
ксперс. т. е. данн
Выше мы отмеча
а нуль вместо пе
в появлении двух
очень наглядно э
нотацию кривой.

При своем посещении Фарнейских островов у берегов Нортумберленда Бэтсон обратил внимание на их богатство уховертками, среди которых попадались самцы двух родов: с короткими и более длинными клешнями (рис. 22). При статистическом исследовании этого признака у 583 самцов получилась типичная двухвершинная кривая с двумя максимумами частоты: для длины клешней в 3,5 мм. и для длины в 7 мм. (рис. 23).

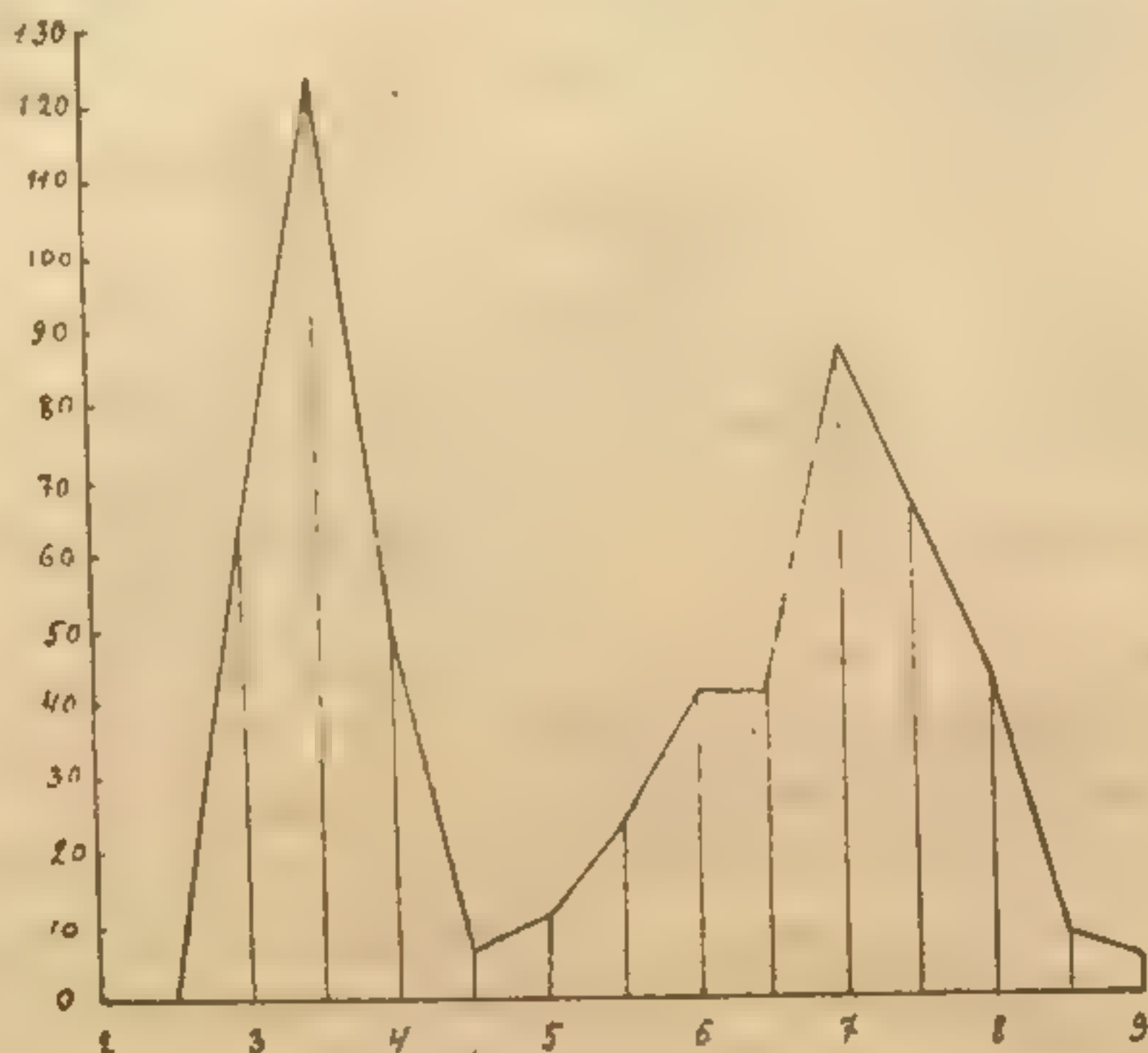


Рис. 23. Двухвершинная кривая длины клешней у самцов уховертки *Forficula auricularia*. По Бэтсону.

То же самое получается, если даже не вычерчивать кривой, а обратить внимание на ряд, полученный Бэтсоном, в котором резко бросаются в глаза две моды. Ряд этот носит следующий характер:

длина клешней														
в миллим.	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	8,5	9,0	
число особей	64	125	52	7	12	24	42	12	90	68	44	8	6	

Определив элементы данного ряда (что мы рекомендуем проделать самостоятельно читателю), получаем:

$$M = 5,48 \text{ мм.}; \quad \sigma = 1,84 \text{ мм.}; \quad S = -0,01; \quad Ex = -1,56.$$

Таким образом, здесь наблюдается чрезвычайно большой отрицательный эксцесс, т. е. данная кривая является сильно низковогнутой кривой. Выше мы отмечали уже, говоря о последних, что с переходом эксцесса за нуль вместо центральной вершины образуется выемка, что приводит к появлению двух самостоятельных вершин—теперь мы видим совершенно наглядно эту связь между отрицательным эксцессом и бимодальностью кривой.

Что же обозначает собою последняя во взятом нами примере? Здесь, конечно, этот вопрос не может возбуждать никаких сомнений, так как дело идет при этом о несомненном смещении двух различных типов самцов у ухверток, при чем каждая мода кривой отвечает средней или одного или другого типа, связанных друг с другом рядом переходов.

Второй пример того же рода, как было отмечено уже выше, касается числа краевых цветков у сложноцветного *Chrysanthemum segetum*, при чем полученная при исследовании этого случая кривая изображена на рис. 24, весь же ряд носит следующий характер:

число краевых цветков . . .	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
число особей	1	14	13	4	6	9	7	10	12	20	1

Определяя и здесь все элементы ряда, получаем:

$$M = 17,35; \sigma = 2,83; S = -0,23; Ex = -1,03.$$

Таким образом, и в этом примере величина отрицательного эксцесса довольно значительна, хотя и меньше, чем в предыдущем примере. Последнее ясно и из сравнения рис. 24 с рис. 23.

Высеяв семена с растений, имевших по 13 краевых цветков, де Фриз получил в их потомстве уже не двухвершинную, а типичную одновершинную кривую (рис. 25А); то же самое имело место, когда тот же опыт был произведен с растениями, имевшими по 21 краевому цветку в соцветии (рис. 25В). Таким образом, здесь двухвершинная кривая путем подбора разделилась на две обыкновенных кривых, и это наглядно свидетельствует о том, что и здесь бимодальность была вызвана смешением двух различных рас, которые можно даже обозначать особыми именами, как *Chrysanthemum segetum typicum* и *Chr. segetum grandiflorum*.

Наконец, примером многовершинных или мультимодальных кривых может служить случай, изображенный на рис. 26 и представляющий кривую содержания черного пигмента (меланина) во втором поколении помесей между черной и белой расой или у так называемых мулатов. Присутствие в данной кривой нескольких вершин позволило Дэвенпорту, исследовавшему этот вопрос, предположить, что здесь в действительности имеется не один, а несколько различных типов, при чем последующая проверка показала, что это предположение чрезвычайно вероятно¹⁾.

Таким образом, все эти примеры показывают, что многовершинность вызывается смешением в одной общей массе представителей различных типов, на самом деле относящихся к различным вариационным рядам. Можно ли, однако, придать этому заключению более общий характер, распространив его на все случаи данного рода?

¹⁾ Подробнее об этом случае см. в последней главе моей книги „Наследственность“.

... форма гомогенно так
... модальность сим
... о излучающем
... новых.
... сравнения различия
... установлены понятия
... для каждой из

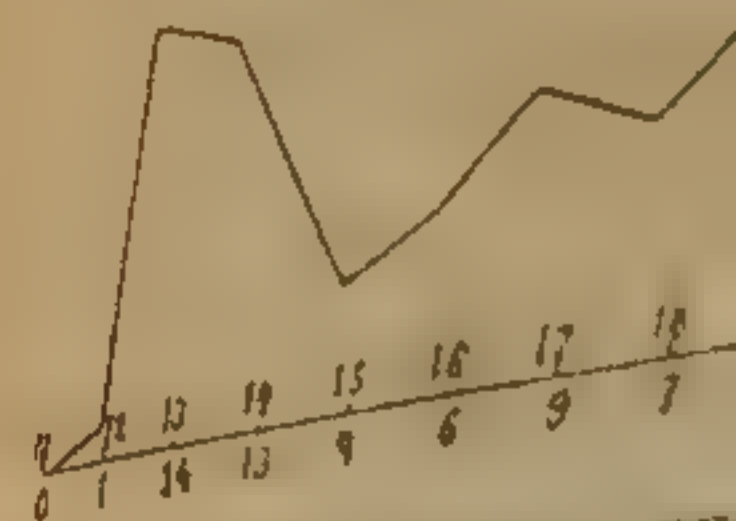


Рис. 24. Двухвершинная кривая цветков у *Chrysanthemum segetum* по де Фризу из Голландии.

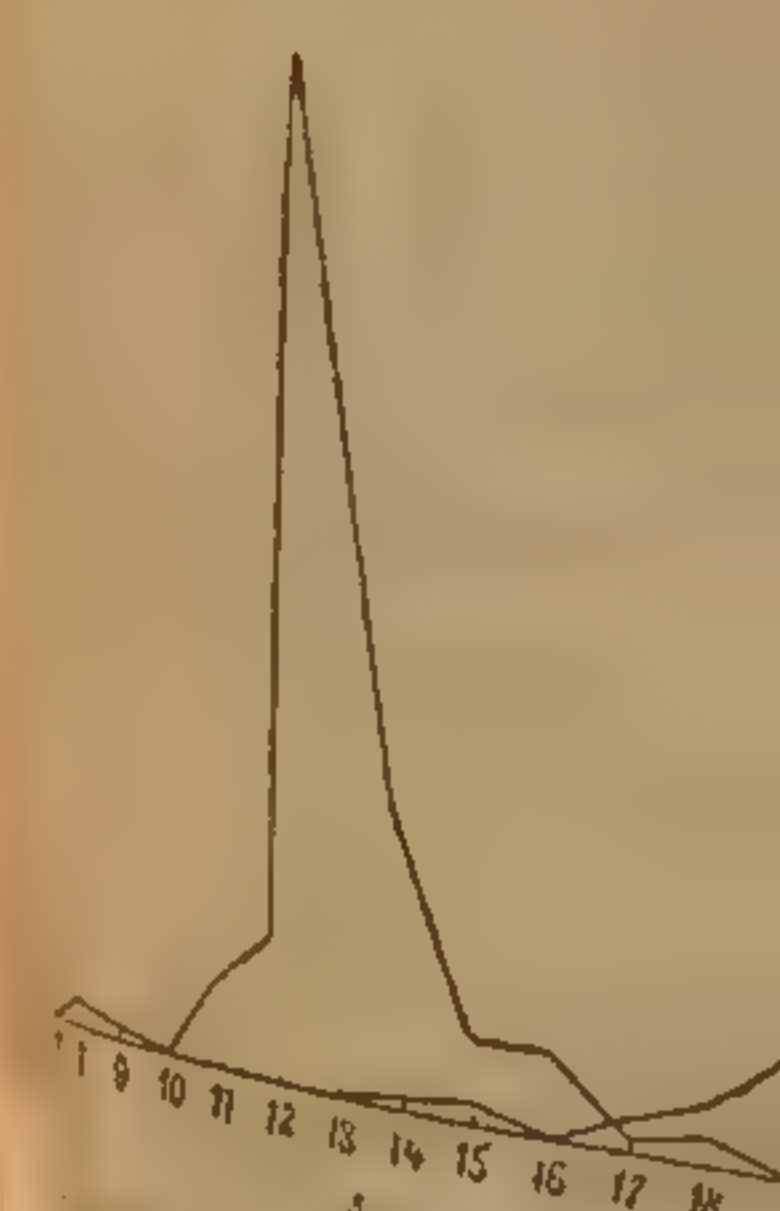


Рис. 25. Разложение двухвершинной кривой на две одновершинные кривые по де Фризу из Голландии.

... между двумя модами
... между двумя максима
... По величинам этих
... Дэвенпорта и Блэ
... имеем ли мы дел
... кривой, со смешение
... различных видов: е
... разнообразия, ес
... т. д.

Одно время именно так и смотрели на этот вопрос, считая, что би- и мультимодальность свидетельствует или о смешении различных типов или о начинающемся разделении одного старого типа на два или несколько новых.

Для сравнения различных двухвершинных кривых друг с другом были установлены понятия *показателя дивергенции* и *показателя изоляции* для каждой из них, при чем за первый принималось рас-

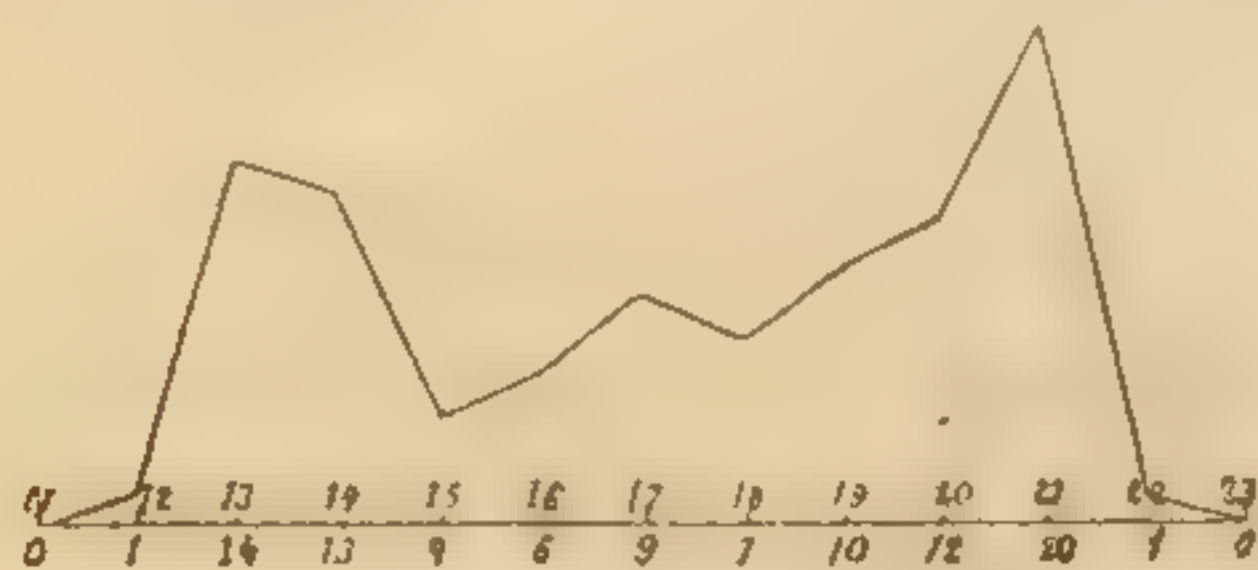


Рис. 24. Двухвершинная кривая числа краевых цветков у *Chrysanthemum segetum*. По де Фризу из Гольдшмидта.

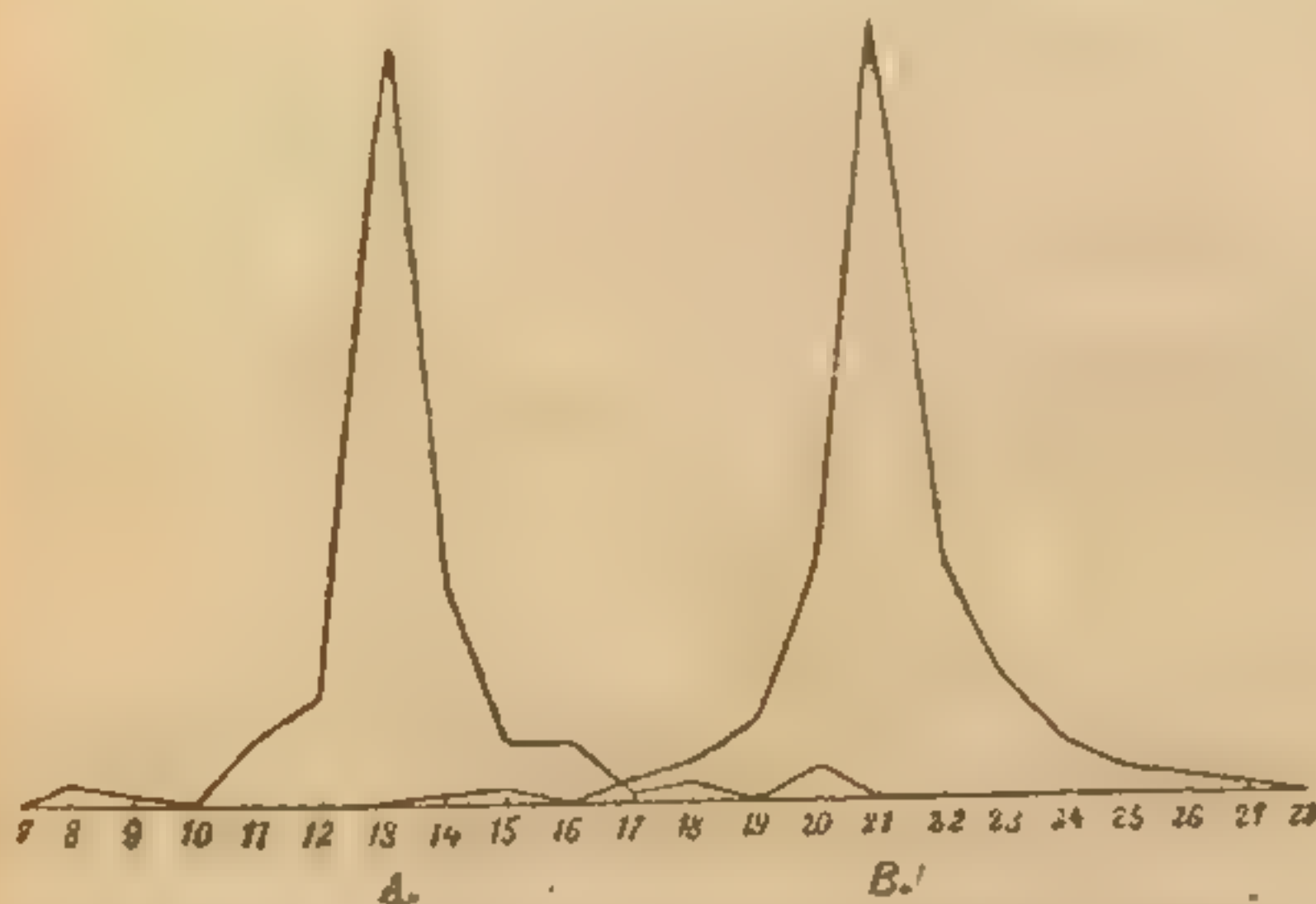


Рис. 25. Разложение двухвершинной кривой у *Chrysanthemum segetum* на две одновершинные соответственно двум расам А и В. По де Фризу из Гольдшмидта.



Рис. 26. Многовершинная кривая содержания черного пигмента в коже мулатов второго поколения. По Дэвенпорту.

стояние между двумя модами, отнесенное к 3 σ , а за второй глубина выемки между двумя максимумами кривой, деленная на величину меньшей моды. По величинам этих показателей некоторые авторы [см. напр. работу Дэвенпорта и Блэнкиншина (5)] склонны были даже решать вопрос, имеем ли мы дело в материале, легшем в основу двухвершинной кривой, со смешением различных разновидностей одного вида, или самостоятельных видов: если показатель изоляции меньше 50%—это только разновидности, если он больше 50%, то уже различные виды и т. д.

Однако эта точка зрения при дальнейшем исследовании вопроса не подтвердилась и оказалось, что дело в этом отношении обстоит далеко не так просто, при чем только биологический анализ кривой в состоянии решить каждый раз, происходит ли двухвершинность кривой благодаря смещению представителей различных типов или же она обуславливается какими-нибудь иными причинами. Разъяснением всех относящихся сюда возможностей мы обязаны больше всего Поганисену, изложившему свою точку зрения на мультимодальные кривые в двух главах его известной книги о наследственности (12).

Прежде всего кривая вовсе не должна иметь непременно две вершины, если она представляет результат смешения различных типов, при чем это всецело зависит от того, в каких количествах смешаны друг с другом представители этих типов. Возьмем, например, два несколько заходящих друг за друга ряда (более подробно об этом захождении рядов друг за друга мы будем говорить в следующей главе) и предположим, что каждый из них состоит из семи классов и что представители того и другого смешаны в равных количествах.

Тогда имеем следующую картину:

Ряд I	1—6—15—20—15—6—1
„ II	1—6—15—20—15—6—1
I + II	1—6—15—20—15—7—7—15—20—15—6—1

Здесь, таким образом, наблюдается ясная двухвершинность и присутствие двух мод.—Возьмем затем те же два ряда, но уже не в разных количествах, а в отношении 1 : 9. Тогда имеем:

Ряд I	1—6—15—20—15—6—1
„ II	9—54—135—180—135—54—9
I + II	1—6—15—20—15—15—55—135—180—135—54—9

Здесь, наоборот, двухвершинности незаметно, мода только одна, но наблюдается заметная асимметрия. Словом, продукты смешения различных типов очень часто не обнаруживают никакого намека на двухвершинность кривой, хотя последняя и наблюдается иногда в таких случаях.

С другой стороны, в настоящее время известно довольно много случаев, когда кривая носит хорошо выраженный двухвершинный характер, но это происходит отнюдь не от смешения различных типов, а от различий в пределах одного типа, вызываемых или возрастом, или различными внешними условиями, или наличием постоянного диморфизма и т. п. Во всех этих случаях только специальный биологический анализ может решить вопрос о причинах наличия двух различных мод в данном вариационном ряду, если же не прибегать к подобному

специальному исследованию, то можно грубо ошибиться, предполагая присутствие двух различных рас там, где их в действительности не наблюдается.

Подобные ошибки иногда, действительно, и имели место. Так, Уэльдон, исследовав вариационно-статистически у краба *Carcinus maenas* отношение ширины лба к длине панцыря, констатировал здесь наличность двух мод, которая, по его мнению, была вызвана присутствием в исследованном им материале двух самостоятельных рас (31). Однако последующие исследования отнюдь не подтвердили этого взгляда и, напротив, оказалось, что двухвершинность в данном случае была вызвана тем, что часть крабов была заражена рачком *Sacculina*, т. е. это явление зависело здесь от влияния внешних условий.

В других подобных случаях двухвершинность кривой зависела от того, что в исследованном материале были смешаны представители двух различных возрастов—например, взрослые и очень молодые животные, которые в данный момент заметно отличаются друг от друга, но затем это различие исчезает. В некоторых случаях дело шло о свойственных данному виду различиях между самцами и самками, т. е. о половом диморфизме, и т. д. и т. д.

Таким образом, наличность у кривой двух или нескольких вершин сама по себе говорит еще очень мало. Только биологический анализ каждого из подобных случаев может пролить свет на причины подобного явления и выяснить, зависит ли оно от каких-нибудь случайных причин, или свойственно вообще данной группе организмов или, наконец, вызывается смешением представителей различных типов.

ГЛАВА IV.

Трансгрессивная, коррелятивная и альтернативная изменчивость.

Трансгрессивные ряды.—Оценка различий между средними величинами.—Метод комбинированных признаков Гейнке.—Физиологическая корреляция и коррелятивная изменчивость.—Таблицы корреляции.—Коэффициент корреляции и его ошибка.—Регрессия.—Определение квадратического отклонения, средней ошибки и коэффициента корреляции при альтернативной изменчивости.—Значение определения коррелятивной зависимости.

Познакомившись со строением вариационного ряда и с его характерными элементами, мы должны остановиться на сравнении различных рядов друг с другом и на способах установления зависимости между рядами, т. е. коснуться вопроса о *взаимоотношениях различных вариационных рядов*.

Что касается прежде всего до сравнения таких рядов друг с другом, то мы говорили уже выше о том способе, по которому можно установить принадлежность каждой эмпирической кривой к тому или иному типу их. Однако иногда нужно еще уметь отличать два ряда один от другого, и эта необходимость становится особенно настоятельной, когда мы имеем дело с так называемыми *трансгрессивными рядами* или с *трансгрессивной изменчивостью*.

Под именем последней понимают те случаи, когда два или несколько вариационных рядов не лежат изолированно, а заходят на большей или меньшей части своего протяжения друг за друга, так что установление границы между ними является делом довольно трудным. Поясним это различие между случаями обыкновенной и трансгрессивной изменчивости на каком-нибудь примере.

Выше мы говорили, что у дафний многие особенности, в том числе и высота их головного щлема, зависит от условий питания, что наглядно видно, если вычертить кривые высоты головы какой-нибудь дафнии при плохих, средних и хороших условиях питания (стр. 23). При этом, как видно на рис. 12, получаются три вариационных ряда, лежащих на некотором расстоянии друг от друга и отличающихся между собой не только средними величинами (m_1 , m_2 , m_3), но и

...ми вариантами. Дафнии
...казать, что особь с в
...относится к пер
...—ко второму ряду
...средних велич
...друг от друга.
...только определять пр
...рядов.
...Совершенно иначе об
...которая наблюдается
...место в опыте, мы обр
...головного щлема у
...года (см. рис. 11

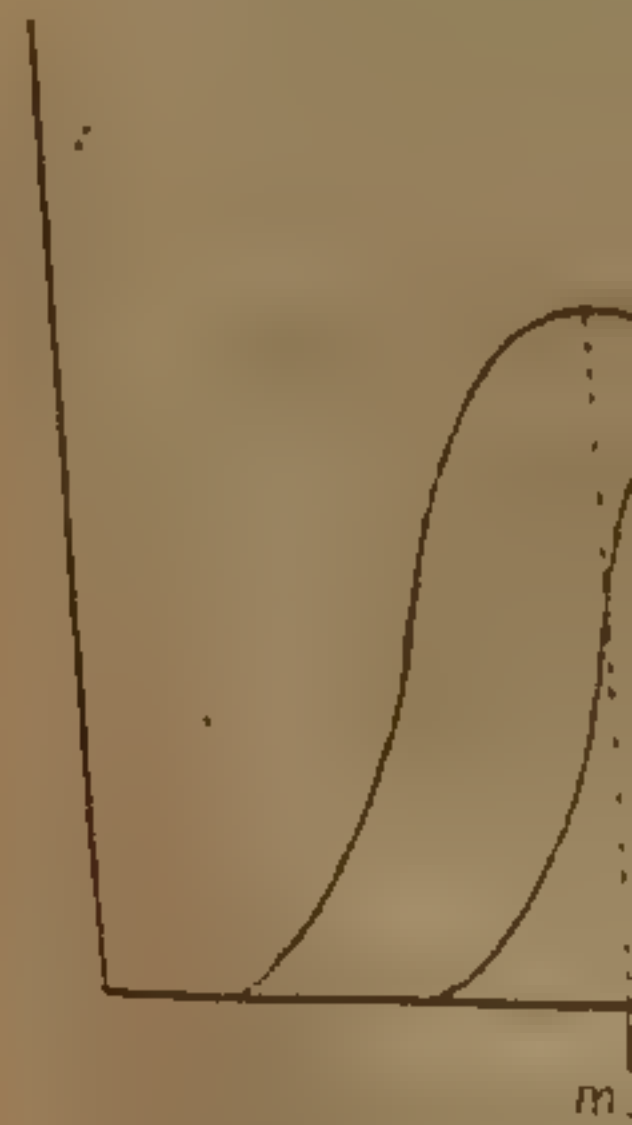


Рис. 27. Кривые на свободе и сре
личные

...этой особенности
...здесь уже иную
...рис. 27, и мы наблюдаем з
...их захождение на
...друг за друга, так что
...характерным и по ним
...отдельной особи к т
...характеризуются ли
...же варианты их совер
...жать двум различным
...Впервые подобно
...описано Давенпортом
...особенностей двух вид
...и T. latifolia.

крайними вариантами. Достаточно одного взгляда на такой рисунок, чтобы сказать, что особь с высотой головы ниже 50% общей длины панцыря относится к первому ряду, с высотой в 65—80% этой величины—ко второму ряду и, наконец, выше 80%—к третьему ряду. Установление средних величин каждого ряда, когда они совершенно независимы друг от друга, при этом совершенно не нужно, если мы желаем только определять принадлежность каждой особи к одному из этих рядов.

Совершенно иначе обстоит дело при трансгрессивной изменчивости, которая наблюдается в данном случае, если от условий, имеющих место в опыте, мы обратимся к тому, что происходит в природе. Высота головного шлема у дафний заметно изменяется по отдельным месяцам года (см. рис. 11 на стр. 22) и, если мы теперь вычертим

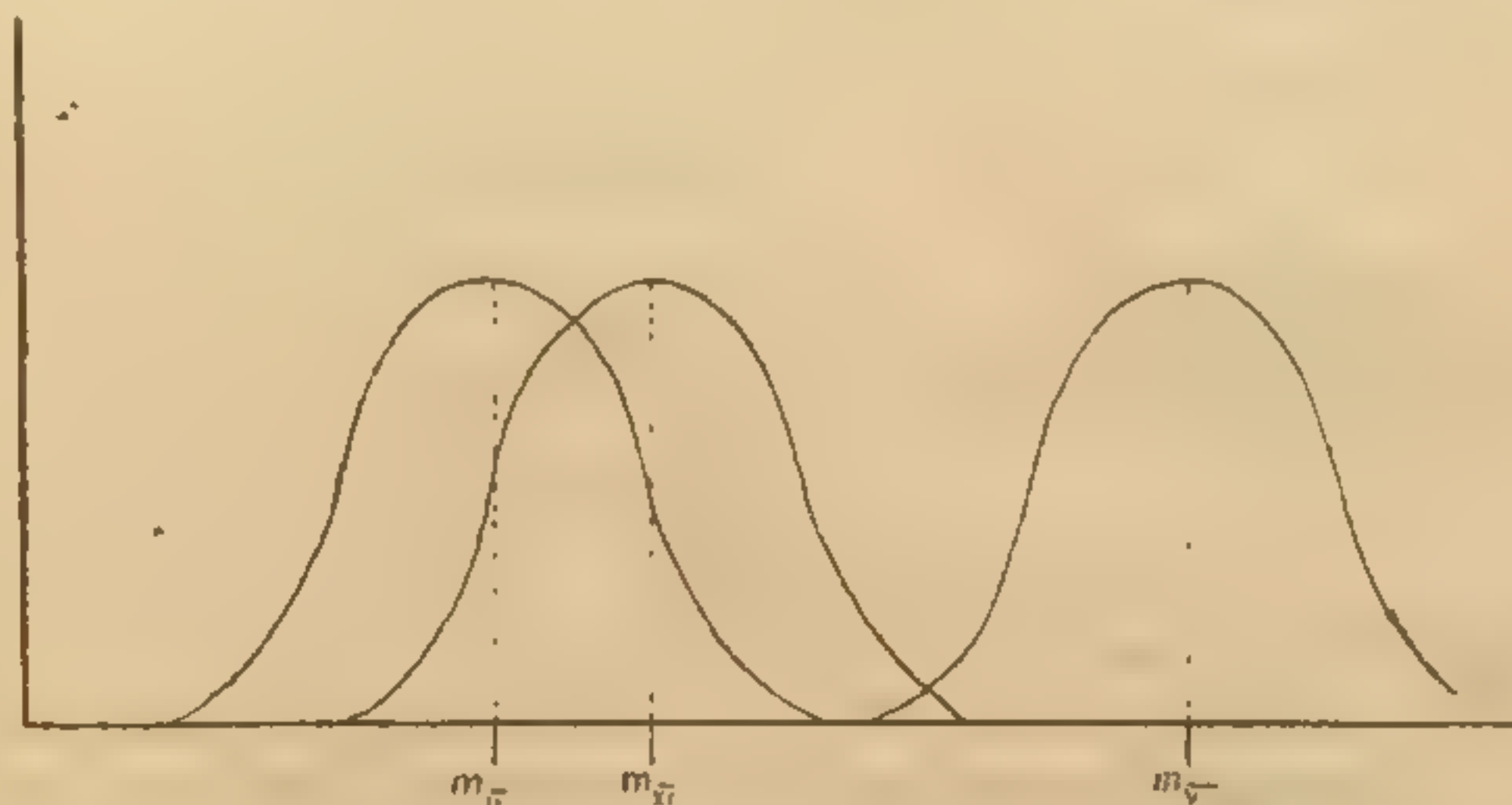


Рис. 27. Кривые высоты головного шлема у *Hyalodaphnia* на свободе и средняя величина этой особенности в различные месяцы года (m_{IV} , m_{VII} , m_{XI}).
По Вольтерку.

кривые этой особенности для нескольких различных месяцев, то увидим здесь уже иную картину. Последнее изображено на нашем рис. 27, и мы наблюдаем здесь вместо полной независимости каждого такого ряда их захождение на большей или меньшей части своего протяжения друг за друга, так что крайние члены ряда отнюдь не являются чем-то характерным и по ним совершенно невозможно судить о принадлежности отдельной особи к тому или иному ряду. Трансгрессивные ряды характеризуются лишь своими средними величинами, крайние же варианты их совершенно нехарактерны, так как могут принадлежать двум различным рядам.

Впервые подобное захождение двух рядов друг за друга было описано Дэвенпортом и Блэнкиншипом (4) при сравнении различных особенностей двух видов болотного растения рогозы—*Typha angustifolia* и *T. latifolia*.

Затем на это явление обратил внимание де Фриз (19), которому и принадлежит установление термина *трансгрессивная изменчивость*, при чем он отметил и широкое распространение последней в природе у близко родственных друг другу форм, как многие виды, подвиды и т. д. Несомненно трансгрессивный характер носят, например, многие особенности подвидов крупки (*Draba verna*), если их сравнивать друг с другом, таковы же особенности многих видов энотер, специально изучавшихся де Фризом, и т. д. Так, измеряя в миллиметрах длину чашелистиков и лепестков в цветах *Oenothera biennis* и *Oen. muricata*, де Фриз получил следующие типично трансгрессивные ряды:

	mm	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
чашелистики	Muricata	2	1	2	6	13	20	6	3	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Biennis	—	—	—	—	2	7	3	9	8	9	8	4	6	1	1	1	1	1	1
лепестки	Muricata	1	3	8	12	14	16	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Biennis	—	—	—	—	1	4	6	6	9	9	12	5	3	1	6	1	—	—	—

Таким образом, здесь самые большие цветы *Oenothera muricata* больше, чем самые маленькие у *Oen. biennis*, т. е. каждый из рядов заходит за границы другого.

С тех пор трансгрессивная изменчивость констатировалась очень много раз у самых различных форм как из животного, так и из растительного царства. При этом всюду дело шло о сравнении вариационных рядов, относящихся к более близким друг к другу формам, т. е. принадлежащих или к близким видам или к подвидам, разновидностям, породам одного вида и т. д. В качестве примеров подобного рода из животного царства можно указать хотя бы на особенности различных рас сельдей по исследованиям Гейнке (8) или на краниологические признаки млекопитающих и особенности некоторых насекомых по исследованиям автора этой книги (16, 17, 18) и т. д.

Не трудно видеть, что два трансгрессивных ряда, сливаясь друг с другом, могут дать иногда типичную двухвершинную кривую. Так, выше мы говорили уже, что де Фризу удалось путем подбора разложить двухвершинную кривую числа краевых цветов у *Chrysanthemum segetum*, изображенную на рис. 24, на два самостоятельных ряда (рис. 25). Последние несомненно относятся к числу трансгрессивных, так как отличаются лишь своими средними величинами (около 13 лучей у *Chrysanthemum segetum typicum*, около 21 луча у *Chr. segetum grandiflorum*), на значительной же части своего протяжения эти ряды совпадают, как видно на рис. 25, друг с другом. То же самое мы видим на рис. 28, изображающем двухвершинную кривую числа позвонков у смеси норвежских и беломорских сельдей, отличающихся в этом отношении лишь своими средними величинами (57,6 позвонка для норвежской и 53,6 позвонка для беломорской расы).

...крупки (Draba verna), если их сравнивать друг с другом, таковы же особенности многих видов энотер, специально изучавшихся де Фризом, и т. д. Так, измеряя в миллиметрах длину чашелистиков и лепестков в цветах Oenothera biennis и Oen. muricata, де Фриз получил следующие типично трансгрессивные ряды:

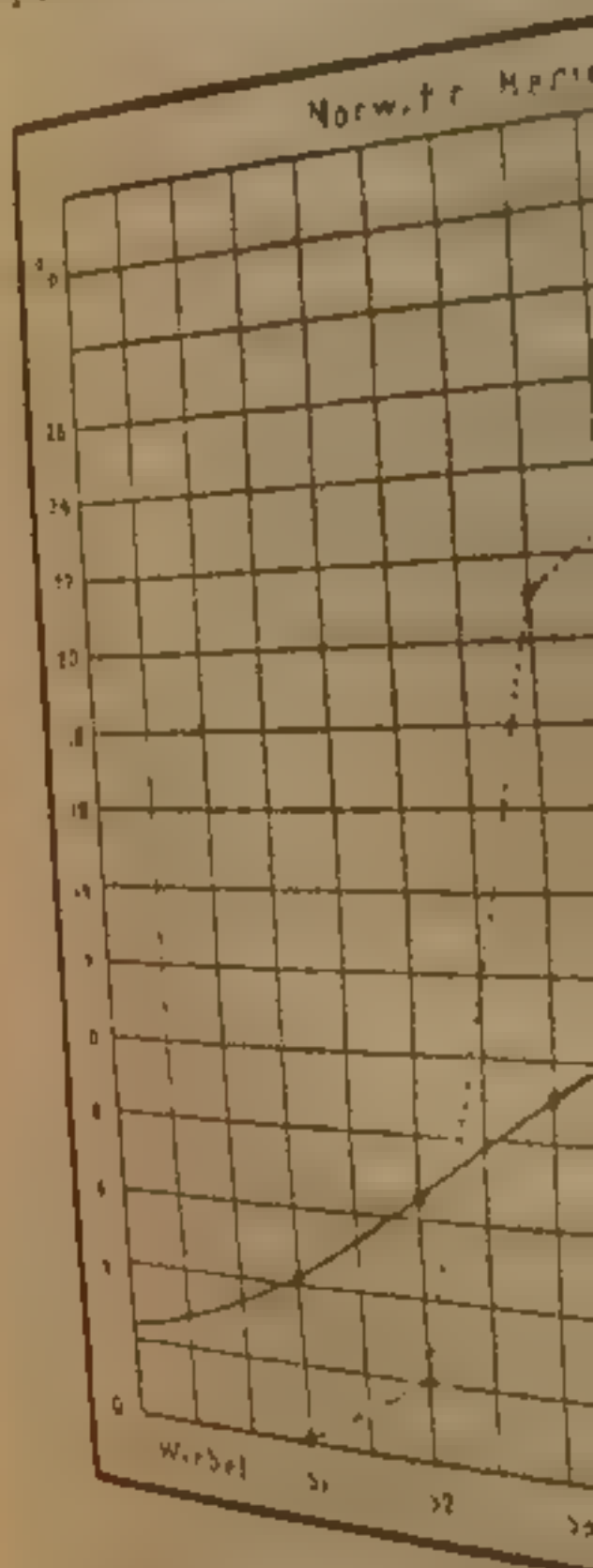


Рис. 28. Двухвершинная кривая числа позвонков у смеси норвежских и беломорских сельдей.

Таким образом, при тапковании со случая необходимо уметь установить различия, хотя бы и в средних величинах вариационного ряда. Очевидно, мы должны точно и велико различать о двух различиях.

Однако подобное положение вещей отнюдь не является обязательным, и очень часто бывает, что продукты смешения двух трансгрессивных рядов, отличающихся своими средними величинами, совсем не обнаруживают двухвершинности. Так, на стр. 84 был приведен пример двух заходящих друг за друга, т. е. типично трансгрессивных, рядов, которые при смешении образуют ряд лишь с одной модой. С другой стороны, выше было также показано, что иногда двухвершинность возникает не от смешения различных рядов, а от случайных причин. Вот почему для различения трансгрессивных рядов друг от друга необходимо установить какой-нибудь особый критерий, а отнюдь не руководствоваться тем, дают ли они или не дают при смешении друг с другом бимодальную кривую.

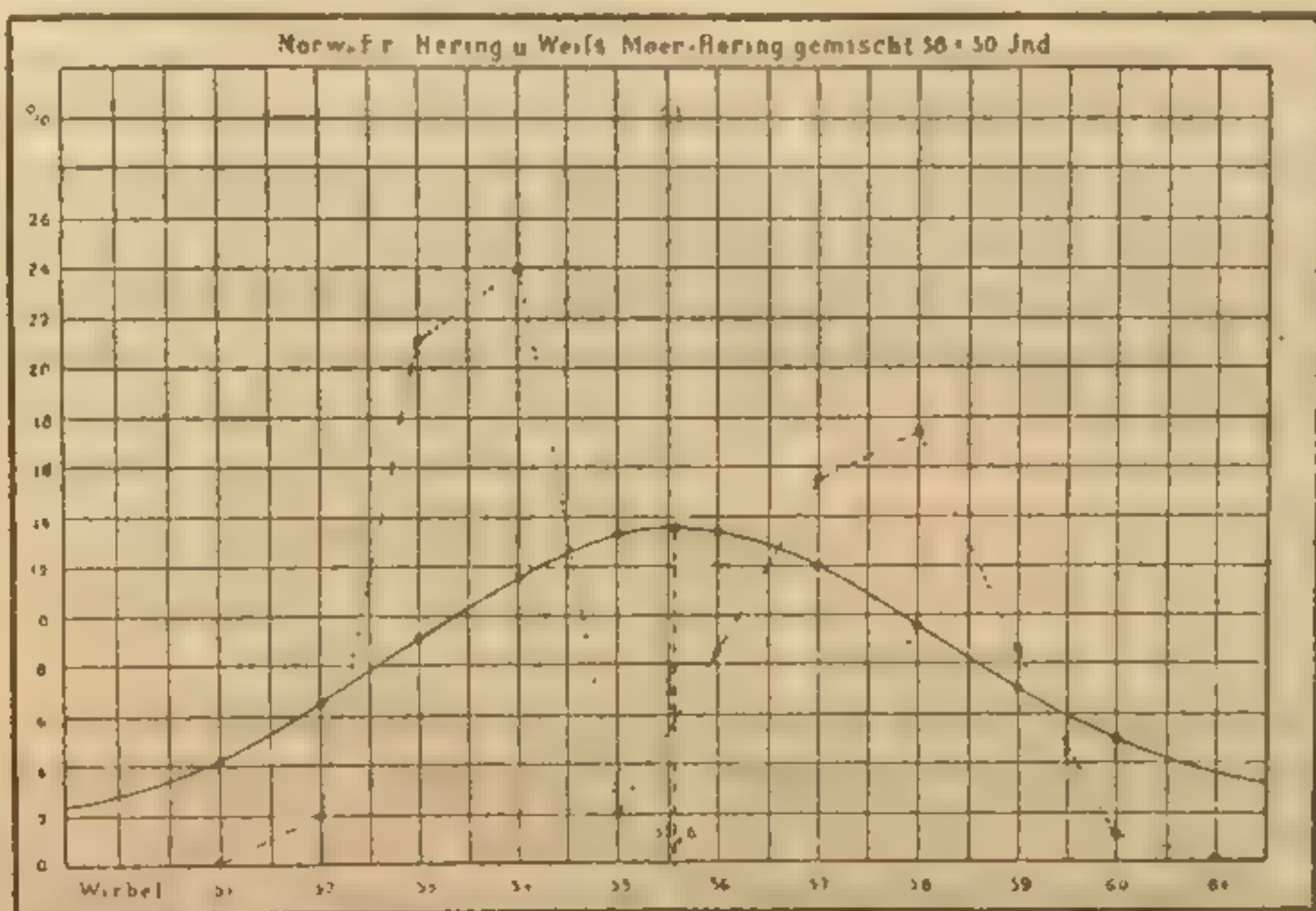


Рис. 28. Двухвершинная кривая числа позвонков у смеси норвежских и беломорских сельдей (пунктиром) и отвечающая ей идеальная одновершинная кривая (сплошная).
По Гейнке из Гольдшмидта.

Таким образом, перед нами встает двойная задача, если мы сталкиваемся со случаями трансгрессивной изменчивости. Во-первых, необходимо уметь установить, действительно ли мы имеем дело с различными, хотя бы и трансгрессивными, рядами, если между ними замечается различие в средних величинах. Ведь некоторое различие в средних величинах может наблюдаться и между членами одного вариационного ряда под влиянием различных случайных причин (хотя бы от сравнительно малого числа исследованных особей и т. д.) — очевидно, мы должны уметь в каждом данном случае решить, достаточно ли велико различие в средних величинах, чтобы можно было говорить о двух различных трансгрессивных рядах, или нет. — Вторая

задача вытекает из первой: установив наличие в данном случае двух различных рядов, мы должны уметь определять, относится ли данная произвольно взятая особь к одному или к другому подобному ряду. Обе эти задачи легко решаются при помощи методов вариационной статистики.

Итак, на основании чего можно установить, достаточно ли велико различие в средних величинах, чтобы мы могли говорить о двух различных рядах? При решении этого вопроса приходится исходить из установленных уже нами выше понятий вероятной или же средней ошибки средней величины (E_m или m). Дело идет теперь о сравнении двух средних величин ряда I и ряда II, т. е. об их разности

$$M_1 - M_2.$$

Очевидно, чтобы решить, велика ли или мала данная разность по сравнению с самими средними величинами, нужно определить вероятную или среднюю ошибку этой разности. Согласно же теории вероятностей вероятная (соответственно средняя) ошибка суммы или разности двух величин равна корню квадратному из суммы квадратов вероятных (соответственно средних) ошибок каждой из этих величин, т. е.

$$E_{M_1 \pm M_2} = \pm \sqrt{E_{m_1}^2 + E_{m_2}^2} \text{ и}$$

$$m_{M_1 \pm M_2} = \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$$

Приложим последнюю формулу для оценки различия тех двух пар трансгрессивных рядов, относящихся к размерам частей цветка *Oenothera muricata* и *Oen. biennis* по де Фризу, которые были приведены нами выше. Определяя для каждого из них среднюю величину, квадратическое отклонение и среднюю ошибку, получаем

		M	σ	m
чашелистики . .	Muricata	14,63	1,71	0,23
	Biennis	19,22	3,25	0,41
лепестки.	Muricata	13,67	1,38	0,18
	Biennis	19,17	2,63	0,33

Определяя теперь разность средних и ее среднюю ошибку, получаем для чашелистиков:

$$(M_1 - M_2) \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2} = (19,22 - 14,63) \pm \sqrt{0,41^2 + 0,23^2} = \\ = 4,59 \pm \sqrt{0,2210} = 4,59 \pm 0,47$$

и для лепестков:

$$(M_1 - M_2) \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2} = (19,17 - 13,67) \pm \sqrt{0,33^2 + 0,18^2} = \\ = 5,50 \pm \sqrt{0,1413} = 5,50 \pm 0,38.$$

Что же говорят нам эти цифры? В первом случае разность средних — 4,59, а ее средняя ошибка — 0,47, т. е. первая величина больше второй почти в десять раз. Во втором случае это отношение еще выше ($5,50 : 0,38 = 14\frac{1}{2} : 1$), т. е. и здесь разность средних величин превосходит свою ошибку очень сильно. Очевидно, несмотря на заметное захождение одного ряда за другой, они достаточно сильно отличаются друг от друга своими средними величинами и данная особенность, несомненно, относится к числу отличительных признаков *Oenothera muricata* от *Oen. biennis*.

Возьмем еще один пример. Выше мы определяли все константы ряда длины третьего членика усиков у особого вида тлей *Chermes viridis* (см. стр. 72) и получили при этом следующие величины:

$$M = 93,40; \sigma = 6,42; \text{откуда } m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = \frac{6,42}{\sqrt{200}} = 0,45. \text{ У этого вида}$$

хермесов крайними вариантами данного ряда были величины 74 и 110 делений окуляр-микрометра; если же мы обратимся к близкому к нему виду *Chermis abietis*, то увидим, что длина третьего членика усиков колеблется здесь от 68 до 94 делений окуляр-микрометра и $M = 81,76 \pm 0,60$. Спрашивается, является ли данная особенность достаточно хорошим отличительным признаком между данными двумя видами тлей?

Для решения этого вопроса определяем разность средних величин и ее среднюю ошибку. При этом имеем:

$$(M_1 - M_2) \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2} = (93,40 - 81,76) \pm \sqrt{0,45^2 + 0,60^2} = \\ = 11,64 \pm \sqrt{0,5625} = 11,64 \pm 0,75$$

Так как разность средних превосходит свою ошибку здесь в 15 раз, то вопрос этот решается в положительном смысле.

Изложенный метод позволяет безошибочно оценивать пригодность различных признаков в качестве отличительных, если дело идет о случаях трансгрессивной изменчивости, тогда как без него мы едва ли в состоянии справиться с подобной задачей. Так, недавно Хохлов (1), исследуя значение длины хоботка у рабочей пчелы в качестве характерной особенности различных пород, пришел на основании своих измерений к заключению, что длина и ширина головы также могут до некоторой степени служить для той же цели. Однако дело идет при этом о трансгрессивных рядах, отличающихся лишь своими средними величинами, оценка же подобных различий может быть произведена лишь при помощи данного метода, которым Хохлов не пользовался. — Произведя все нужные для этого вычисления на основании измерений Хохлова, я пришел к несколько иному заключению (18): именно, что ширина головы (как и длина хоботка), действительно, хорошо отличает почти все исследованные Хохловым породы пчел друг от друга,

что же касается до длины головы, то эта особенность характерна лишь для немногих пород (особенно для итальянских пчел), в большинстве же случаев не может служить диагностическим признаком. Приведем здесь для примера разность средних и ее ошибку по отношению к этим особенностям, если сравнить их только у абхазских пчел и представителей других пород.

Разность средних ($M_1 - M_2$) и ее ошибка ($\pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$).

у абхазских пчел и	итальянских	карских	орловских	украинских	крайских
ширины головы	$0,11 \pm 0,16$	$1,06 \pm 0,18$	$1,82 \pm 0,18$	$1,95 \pm 0,16$	$2,35 \pm 0,16$
длины головы	$1,06 \pm 0,19$	$0,19 \pm 0,21$	$0,13 \pm 0,23$	$0,06 \pm 0,18$	$0,32 \pm 0,19$

Мы видим здесь, таким образом, что разность средних, насколько дело идет о ширине головы, превосходит свою ошибку в достаточно большое число раз (6—15) и единственным исключением являются эти две величины при сравнении абхазской и итальянской породы, где разность средних (0,11) меньше своей ошибки (0,16) — значит, лишь она не характерна. Совершенно иные отношения наблюдаются, если мы обратим внимание на разность средних в случае длины головы: она или лежит в пределах своей средней ошибки или лишь незначительно превосходит ее (0,32—0,19), так что во всех этих случаях не может быть и речи о характерных отличиях, и только при сравнении длины головы у абхазской и итальянской породы получается отношение ($1,06 : 0,19 = 5\frac{1}{2} : 1$), которое можно признать достаточным. Все эти данные оправдывают справедливость сделанного нами выше заключения, расходящегося с первоначальным выводом Хохлова.

Теперь мы должны перейти ко второму из поставленных нами выше вопросов, именно установить, как определяется принадлежность любой произвольно взятой особи к одному из трансгрессивных рядов. Задача эта уже значительно труднее и честь разрешения ее принадлежит известному ихтиологу Гейнке в его «Естественной истории сельди» (3).

Приступая к своему исследованию, Гейнке имел в виду разрешить очень важный, прежде всего с чисто практической стороны, вопрос: представляют ли сельди европейских морей из себя одну единственную форму или же вид *Clupea harengus* в действительности распадается на ряд различных местных рас? Обработка обширного материала, собранного им из различных мест, показала, что между сельдями из

различных мест наблюдаются совершенно такие же различия, как между сельдью и близкими к ней видами (килькой, сардинкой и т. д.), при чем эти различия не носят абсолютного характера, а сводятся лишь к различию средних величин, т. е. представляют из себя случай знакомой нам трансгрессивной изменчивости. Так, число чешуй между брюшным плавником и анасом колеблется у сельди от 11 до 17 ($M=14$), а у кильки от 9 до 13 ($M=11$), средние же величины этой особенности у различных рас сельдей таковы: беломорская сельдь—12,4; сельдь из Стокгольма—13,4; сельдь с острова Рюгена—13,9; норвежская сельдь—14,0; сельдь с Ютландской банки—14,5; сельдь с берегов Шотландии—14,8 и т. д. и т. д.

Установив этот факт, Гейнке перешел к другому вопросу, не менее важному с точки зрения практики, именно как можно определить принадлежность одной особи к той или иной расе сельдей, для чего им и был выработан особый способ, получивший название *метода комбинированных признаков*.

Мы говорили уже выше, что в каждом ряду сумма квадратов отклонений от средней величины ряда меньше суммы квадратов отклонений от любой другой варианты ряда, или $\sum r x^2 < \sum p a^2$.—Гейнке показал, что различные свойства одной особи обнаруживают ту же самую особенность в величине их отклонений от средней величины каждого, что и различные члены одного вариационного ряда по отношению к одному свойству. Следовательно, и здесь *сумма квадратов отклонений всех особенностей особи от средней величины каждой особенности, свойственной той расе или виду, к которому принадлежит данная особь, будет всегда величиной наименьшей*. Словом, по выражению Гейнке, «все свойства одной особи ведут себя в этом отношении так, как все особи одного вариационного ряда по отношению к одному свойству». Таким образом, если мы знаем средние величины целого ряда особенностей у двух или у нескольких форм, связанных друг с другом трансгрессивной изменчивостью, то диагноз каждой особи может быть поставлен на основании того, от средних величин какой расы, подвида или вида сумма квадратов ее отклонений будет меньше всего: в этом и состоит метод комбинированных признаков Гейнке. Конечно, при этом должно непременно учитываться достаточно большое число особенностей каждого такого вида, подвида и т. п.; так как при постановке диагноза на основании 2—3 свойств легко впасть в ошибку. «Для того чтобы поставить диагноз расы по одному экземпляру, необходимо изучение очень многих свойств; чтобы определить расу по нескольким экземплярам, требуется изучить уже немного особенностей, а для определения расы по очень многим особям достаточно только одного признака», говорит Гейнке. Приведем, однако один-два примера постановки диагноза по методу комбинированных признаков, при чем воспользуемся для этой цели отношениями, наблюдавшимися

нами у тлей хермесов (16) или же в черепах различных млекопитающих (17).

Мы говорили уже, что исследованные нами виды хермесов—*Chermes viridis* и *Chermes abietis*—отличаются друг от друга лишь средними величинами известных особенностей и прежде всего строением усиков. Округлая относящиеся сюда средние величины, можно принять, что для третьего членика усиков (Ant III) и для его трех подотделов (3, 2, 1) последние носят у этих видов следующий характер:

	Ant III	3	2	1
Ch. viridis	93	35	31 $\frac{1}{2}$	33
Ch. abietis	82	38	34 $\frac{1}{2}$	27

Предположим теперь, что исследовав строение усиков у какой-нибудь из подобных тлей, вид которой мы хотим ближе определить, мы наблюдаем у ней следующие отношения:

$$\text{Ant III} \begin{cases} 90 \\ 79 \end{cases} \quad 3 \begin{cases} 39 \\ 34 \end{cases} \quad 2 \begin{cases} 33 \\ 35 \end{cases} \quad 1 \begin{cases} 28 \\ 28 \end{cases}$$

Определив, насколько каждая из этих величин отличается от указанных выше средних для каждого вида, получаем следующие отклонения от средних *Chermes viridis* (v) и *Chermes abietis* (a):

$$v \rightarrow 3, 14, 4, 1, 1\frac{1}{2}, 6\frac{1}{2}, 5, 5$$

$$a \rightarrow 8, 3, 1, 4, 1\frac{1}{2}, 3\frac{1}{2}, 1, 1$$

Возведя каждую из этих величин в квадрат и сложив их друг с другом, получаем $\Sigma \alpha^2$, равную для отклонений от средних *Ch. viridis*—316 $\frac{1}{2}$, а от средних *Ch. abietis*—106 $\frac{1}{2}$. Отсюда заключаем, что данная тля принадлежит к последнему виду.

То же самое имеет место, если мы хотим поставить диагноз вида по черепу в тех случаях, когда данные виды отличаются краниологическими особенностями, носящими трансгрессивный характер. Таковы, например, те 8 особенностей, которые отличают череп зайца-беляка от черепа зайца-русака. Не приводя здесь их и их средних, отметим лишь, что, например, измерив эти отношения на неизвестном нам черепе зайца и определив, насколько они уклоняются от средних беляка и русака, мы получили следующие цифры:

$$\text{Уклонения от средних беляка} \quad 1,7-4,2-0-2,0-1,8-3,4-0,6-6,1$$

$$\text{» » » русака} \quad 2,8-2,5-1,0-0-0,8-2,1-2,1-2,0$$

Определяя далее сумму квадратов этих отклонений, получаем для первого ряда $\Sigma \alpha^2 = 60,05$ и для второго ряда $\Sigma \alpha^2 = 28,55$. Очевидно, перед нами череп зайца русака.

Словом, метод комбинированных признаков Гейнке позволяет ставить диагноз любой особи и при трансгрессивной изменчивости, и ему, несомненно, должно принадлежать широкое приложение в области систематики при изучении систематических единиц ниже вида ¹⁾.

Со взаимоотношением между рядами имеет дело и *коррелятивная изменчивость*, только при этом дело идет уже не о сравнении рядов, а об установлении зависимости изменений одного ряда от изменений другого. При этом совершенно безразлично, является ли изменение одного признака причиной изменения другого или же оба они варьируют вместе под влиянием изменений какой-нибудь третьей общей причины. При изучении коррелятивной изменчивости вопрос о причинной связи вообще не поднимается, а стремятся лишь установить, варьируют ли различные свойства или признаки зависимо или независимо друг от друга, а также выразить степень подобной зависимости в изменениях двух или более рядов определенным числовым образом.

Термин *корреляция* (дословно соотношение) имеет довольно давнее происхождение и введен в науку еще Кювье. Как известно, основной идеей последнего, легшей в основу всех его сравнительно-анатомических построений и позволившей ему воссоздать строение многих ископаемых форм, был *принцип соотношения частей организма* (*principe de la corrélation des formes dans êtres organisés*). В одном из своих произведений (2) он формулировал его следующим образом: «всякое организованное существо представляет нечто целое, единую и замкнутую систему, части которой взаимно соответствуют; ни одна из этих частей не может изменяться без того, чтобы не изменились другие и, следовательно, каждая из них, взятая отдельно, указывает и дает все остальные... подобно тому как уравнение дуги определяет все ее свойства». Сходные идеи развивал и другой выдающийся сравнительный анатом Жоффруа Сент-Илер, облекший их в *закон равновесия органов* (*loi de balancement organique*), согласно которому увеличение одного органа должно неизбежно сопровождаться уменьшением другого и т. д.

Серьезное внимание на такие коррелятивные или соотносительные изменения обращал и Дарвин (3). Он отмечает, что в случаях подобных изменений иногда удается определить сущность соотношения,

¹⁾ Нельзя не отметить, что по Гейнке следует оперировать не с абсолютными величинами отклонений от тех или иных средних, а с *отношенными к соответствующим квадратическим отклонениям*, т. е. выраженным в процентах от них. Однако при своих вычислениях, относящихся к различным промерам у селдей, он для большего удобства вычислений пренебрегал этой предосторожностью и пользовался лишь абсолютными величинами отклонений, так как квадратические отклонения в его рядах были довольно близки друг к другу и не особенно в общем велики. Так же поступал при своих исследованиях над черепами млекопитающих и Хермесами. Так же поступают при своих вычислениях все теоретические преимущества брать всегда отклонения, как говорится, во взвешенном виде, т. е. относенными к соответствующим квадратическим отклонениям, особенно если дело идет о различных особенностях, квадратические отклонения которых также различны, что следует рекомендовать всегда делать это во избежание возможных ошибок.

так: под каждым классом роста подписать все наблюдающиеся здесь веса с указанием числа соответствующих особей, а этого удобнее всего достичь, если мы изобразим оба ряда на сторонах квадрата, при чем на одной нанесем классы роста, на другой классы веса, внутри же квадрата в его отдельных клетках проставим, сколько особей с данным весом приходится на каждый класс роста. Удобнее, конечно, чтобы число классов и роста и веса было одинаково (хотя это отнюдь не является обязательным), почему в обоих случаях мы сократим здесь их число до 7. При этом и получится нужная нам корреляционная таблица зависимости данных рядов друг от друга:

Вес.	14	52	53—61	62—70	71—79	80—88	89—97	98—106	Σ
Рост									
155—160	4	7	1						12
161—166	12	5	15	2					79
167—172	10	119	86	17	3				235
173—178	2	86	189	74	15	2	1		269
179—184		20	127	55	14	1			217
185—190		3	23	42	12	1	1		82
191—196			2	4					6
Σ	28	285	443	194	44	4	2		1000

Эта таблица корреляции дает нам уже некоторый ответ на поставленный выше вопрос, показывая, что известная зависимость между изменениями роста и веса безусловно имеется, так как последний заметно увеличивается с увеличением первого.

Заметим, что из двух фигурирующих в корреляционной таблице свойств одно называют *данном*, *подлежащим* или просто *первым* свойством (оно обозначается обыкновенно буквой X), другое *зависимым*, *относительным* или просто *вторым* свойством (оно обозначается буквой Y ¹⁾). Выбор одного свойства в качестве данного, а другого в качестве зависимого, конечно, вполне произволен, и мы можем, например, чисто условно в приведенном выше примере считать за первое рост, а за второе вес или же наоборот, но затем пужно в дальнейшем держаться тех же обозначений.

Если далее с возрастанiem подлежащего или первого свойства возрастает и относительное или второе свойство (как во взятом нами примере), то говорят о *положительной коррелятивной зависимости*.

¹⁾ Subject и relative по-английски, supponierte и relative Eigenschaft по-немецки.

мости или просто о положительной корреляции, если же с возрастанием данного или первого свойства второе или зависимое убывает, то об отрицательной корреляции.

Приведем в качестве примера последнюю таблицу корреляции между весом семян в миллиграммах (X) и содержанием жира в % (Y) у ячменя по данным Ногансена:

$X \backslash Y$	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	8,5	Σ
30										
35					8	2	1			11
40		1	6	22	33	10	2	1		75
45	1	2	10	48	37	8	1			107
50		1	12	11	2					26
55		2	1	1						4
60			1							1
Σ	1	6	30	82	80	20	4	1		224

Эта таблица также ясно говорит, что данные свойства находятся в взаимной зависимости, только уже не в прямой, а в обратной, так как с возрастанием одного другое убывает.

Однако самая степень зависимости двух рядов друг от друга может быть очень различной и мы должны уметь точно определять ее на основании каждой такой корреляционной таблицы.

Чтобы самый смысл подобного определения степени корреляции стал яснее, приведем корреляционные таблицы двух крайних возможных случаев: во-первых, когда корреляция совершенно полная и второе свойство изменяется совершенно подобно первому, и, во-вторых, когда корреляционной зависимости между рядами нет и оба они изменяются независимо друг от друга. Возьмем при этом теоретические цифры для квадрата из 7 классов и 1000 особей, чтобы их удобнее было бы сравнивать с приведенным выше действительным случаем корреляции

... корреляции ...

	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	1						
II	3	13	22	13			
III	1	13	59	96	59		
IV	2	22	96	160	96		
V	1	13	59	96	59		
VI		3	13	22	13		
VII			1	2	1		
Σ	4	54	242	400	242	54	4

Мы видим здесь, что корреляция совершенно полная, так как таблица, напротив, представляет квадрат (если смотреть по диагонали).

Если обратиться к таблице, которую мы приведем ниже, то увидим, что она представляет собой таблицу, в которой корреляция совершенно отсутствует. Как же измерить степень зависимости установившейся корреляции? Впервые на этот вопрос ответил французский ученый К. Пирсон, предложив для этого коэффициент корреляции, имеющий название коэффициента корреляции Пирсона. Этот коэффициент обозначается буквой r и вычисляется по следующей формуле:

между ростом и весом у 1000 студентов. При этом имеем для обоих случаев такие таблицы:

полное отсутствие корреляции

$\begin{matrix} Y \\ X \end{matrix}$	I	II	III	IV	V	VI	VII	Σ
I . .	—	—	1	2	1	—	—	4
II . .	—	3	13	22	13	3	—	54
III . .	1	13	59	96	59	13	1	242
IV . .	2	22	96	160	96	22	2	400
V . .	1	13	59	96	59	13	1	242
VI . .	—	3	13	22	13	3	—	54
VII . .	—	—	1	2	1	—	—	4
Σ	4	54	242	400	242	54	4	1000

совершенно полная корреляция

$\begin{matrix} Y \\ X \end{matrix}$	I	II	III	IV	V	VI	VII	Σ
I . .	4	—	—	—	—	—	—	4
II . .	—	54	—	—	—	—	—	54
III . .	—	—	242	—	—	—	—	242
IV . .	—	—	—	400	—	—	—	400
V . .	—	—	—	—	242	—	—	242
VI . .	—	—	—	—	—	54	—	54
VII . .	—	—	—	—	—	—	4	4
Σ	4	54	242	400	242	54	4	1000

Мы видим здесь, таким образом, совершенно ясно, что если корреляции совершенно нет, то цифры рассеяны почти по всем клеткам таблицы, напротив, при полной корреляции они располагаются по диагонали квадрата (если бы корреляция была отрицательной, то уже по другой диагонали, чем изображено здесь).

Если обратиться теперь к тем двум корреляционным таблицам, которые были приведены выше, и сравнить их с этими двумя теоретическими таблицами крайних случаев, то мы увидим, что первые занимают как бы середину между двумя последними. Цифры не сосредоточены в них только по диагонали, а разбросаны и по многим другим клеткам таблицы — значит, здесь нет совершенно полной корреляции. Однако было бы неправильным признать, что последняя в данных случаях вообще отсутствует, так как все же на каждой из первых двух таблиц ясно видно, что цифры группируются кругом диагонали, не совпадая всецело с ней, как при совершенно полной корреляции. Как же измерить степень последней в подобных реальных случаях — в частности установить, где степень корреляции больше: между ростом и весом у человека или между весом семян ячменя и содержанием в них жира?

Впервые на путь подобного точного определения степени корреляционной зависимости вступил Гальтон (3,6), предложивший для этого особый *графический метод*. Последний довольно несложен, но, как и предложенное Гальтоном выражение изменчивости ряда в виде квартиля, имеет теперь скорее историческое значение, почему мы скажем о нем здесь всего несколько слов.

По предложению Гальтона для определения степени корреляции двух рядов на разграфленной на клетки бумаге проводят прежде всего две взаимно перпендикулярных линии (ось абсцисс XX и ось ординат $УУ$ аналитической геометрии). Точка их пересечения принимается за нуль, вправо и вверх от нее отсчитываются положительные величины, влево и вниз отрицательные. На одной из этих линий (именно на оси абсцисс XX) откладываются величины классов первого свойства в виде их отклонений от средней величины, на другой линии (оси ординат $УУ$) среднее значение второго свойства, приходящееся на каждый класс первого. Если мы восстановим из всех этих точек перпендикуляры, то пересечение каждой пары их определит на чертеже известную точку, отвечающую каждому классу первого свойства, при чем эти точки располагаются обыкновенно по линии, проходящей между нашими осями и образующей известный угол с каждой из них и в частности с осью XX . Если корреляции совсем нет, то эта линия, называемая линией регрессии, совпадает с осью абсцисс XX , если, напротив, корреляция совершенно полная, то она проходит точно по диагонали между осью абсцисс XX и осью ординат $УУ$, т. е. образует с осью XX угол в 45° . Следовательно, чем больше корреляция, тем значительнее угол, образуемый данной линией с осью XX — значит, по величине его (или лучше по величине тангенса этого угла) и можно вполне точно определить степень корреляции между рядами. Именно такое построение изображено дальше на рис. 29 (стр. 123).

Изложенный здесь метод Гальтона дает нам в конце концов для оценки степени корреляции между двумя рядами известную цифру, величина которой колеблется от 0 до ± 1 , так как при отсутствии корреляции линия регрессии совпадает с осью XX , т. е. угол ее с последней и его тангенс равны нулю, при полной же корреляции линия регрессии проходит между осями XX и $УУ$, образуя с первой из них угол в 45° , тангенс же его равняется единице. Эта цифра носит название *коэффициента корреляции* и является общепринятым показателем степени коррелятивной изменчивости, только вычисляется она уже не по графическому методу Гальтона, а по другому более удобному способу, предложенному Пирсоном (9) и Юлом (20, 21).

Последние, впрочем, не создали в этом направлении ничего нового, а лишь использовали для вычисления коэффициента корреляции формулу, предложенную еще в 1846 году математиком Бравэ (Bravais), но придали ей более удобный вид, сведя и здесь все вычисления к способу моментов, о котором мы не раз говорили уже выше.

По формуле Бравэ коэффициент корреляции

$$r = \frac{\sum p x x' y y'}{n s_x s_y}$$

Это значит, что необходимо прежде всего помножить частоту (p) каждой клетки корреляционной таблицы на величину отклонения данного класса.

как от средней первого свойства, так и на такую же величину отклонения от средней второго свойства (именно эти отклонения и обозначены в формуле как α_x и α_y). Все получающиеся этим путем произведения для отдельных клеток таблицы корреляции следует сложить и разделить их сумму на произведение общего числа членов ряда (n) на квадратические отклонения обоих рядов (σ_x^2 и σ_y^2). Последние обозначены здесь круглой сигмой вместо обычной (σ), чтобы показать, как мы условились выше (см. стр. 72), что при вычислении квадратических отклонений здесь (как и при вычислении цифр асимметрии или эксцесса по способу моментов) величина классового промежутка не принимается во внимание. Действительно, отклонения от средних каждого ряда (α_x и α_y) берутся в числителе, очевидно, в величинах классовых промежутков, они же входят в знаменатель при вычислении обоих квадратических отклонений — в результате эти величины (λ) взаимно сокращаются, почему и при вычислении квадратических отклонений здесь не нужно совсем учитывать величины промежутков между классами, как не учитываются они вообще при вычислении коэффициента корреляции.

Таким образом, в приведенной выше формуле для последнего знаменателя ($n\sigma_x^2\sigma_y^2$) не может вызвать никаких затруднений, но этого отнюдь нельзя сказать о числителе. Действительно, в него входят отклонения от истинных средних каждого ряда (α_x и α_y), определение и особенно перемножение которых для каждой клетки таблицы в виду их дробного характера не может не вызвать больших неудобств. Выше мы видели, что для вычисления всех констант ряда пользуются обычно не отклонениями от истинной средней (α), а отклонениями от приближенной средней (a), в чем и состоит способ моментов: очевидно, и при вычислении коэффициента корреляции удобно сделать то же самое. Таким образом, мы стоим перед задачей преобразовать выражение $\sum r\alpha_x\alpha_y$, так, чтобы отклонения от истинных средних (α) были бы заменены отклонениями от приближенных средних (a), от которых в каждом ряду вычисляется его средняя величина, квадратическое отклонение и проч.

Эта задача решается очень просто, при чем и здесь нужно идти тем же путем, каким мы шли уже не раз раньше (стр. 51 и 70). В самом деле мы знаем, что связь между α и a такова: $\alpha = a + v_1$, где v_1 — величина первого момента от приближенной средней. Заменяя символ v_1 для большего удобства буквой b , можно написать $\alpha = a + b$, откуда $\alpha_x = a_x + b_x$ и $\alpha_y = a_y + b_y$.

Перемножая обе половины этих равенств, имеем:

$$a_x a_y = (a_x + b_x)(a_y + b_y) = a_x a_y + a_x b_y + a_y b_x + b_x b_y.$$

Умножим теперь обе половины данного равенства на величину $\sum r$, при чем получаем после этого:

$$\sum r a_x a_y = \sum r a_x a_y + \sum r a_x b_y + \sum r a_y b_x + \sum r b_x b_y.$$

Здесь возможно некоторое преобразование. Во-первых, мы знаем, что $\Sigma r a$ всегда равна нулю (стр. 34), почему оба средних члена правой части равенства, как равные нулю, выпадают. Во-вторых, так как $\Sigma r = n$, то последний член можно переписать, как $n b_x b_y$. В результате получаем:

$$\Sigma r a_x a_y = \Sigma r a_x a_y + n b_x b_y,$$

откуда

$$\Sigma r a_x a_y = \Sigma r a_x a_y - n b_x b_y,$$

т. е. искомая зависимость найдена.

Таким образом, для вычисления по способу моментов формула Бравэ принимает несколько иной вид и в таком виде она носит следующий характер:

$$r = \frac{\Sigma r a_x a_y - n b_x b_y}{n s_x s_y}.$$

По этой формуле и производится обыкновенно вычисление коэффициента корреляции, с деталями чего лучше всего познакомиться на каком-нибудь реальном примере, в качестве которого можно взять хотя бы приведенную выше таблицу корреляции между ростом человека и его весом на основании данных о 1000 студентах Гарвардского университета.

Прежде всего, как это обычно бывает при вычислении по способу моментов, мы должны принять в обоих рядах какой-нибудь класс за приближенную среднюю величину (A) и от нее вести все дальнейшие вычисления. Так как оба сравниваемые ряда разбиты нами в таблице на 7 классов, то за такой нулевой пункт удобнее всего принять в обоих средний класс, т. е. 173—178 см. для роста и 71—79 кило для веса, остальные же классы обозначить в виде отклонений от него, как 1, 2, 3 и т. д. Величина классового промежутка при этих вычислениях, как было отмечено уже выше, совершенно не имеет значения и мы отнюдь не должны здесь с нею считаться. В таком виде приведенная выше таблица будет иметь следующий характер:

		Y									
X		- 3	- 2	- 1	0	+ 1	+ 2	+ 3			
I	- 3	4	7	1	-	-	-	-	- 3	II	
	- 2	12	50	15	2	-	-	-	- 2		
	- 1	10	119	86	17	3	-	-	- 1		
0		2	86	189	74	15	2	1	0		
III	+ 1	-	20	127	55	14	1	-	+ 1	IV	
	+ 2		3	23	42	12	1	1	+ 2		
	+ 3			2	4	-	-	-	+ 3		
		- 3	- 2	- 1	0	+ 1	+ 2	+ 3			

Все эти действия для нашего примера удобнее всего расположить так:

I	II
4 · 3 = 36	
12 · 3 = 72	
10 · 3 = 30	
7 · 2 = 42	
50 · 2 = 200	
119 · 2 = 238	
1 · 1 = 3	
15 · 1 = 30	
86 · 1 = 86	
<u>737</u>	
	3 · 1 = 3
	<u>3</u>
III	IV
20 · 2 = 40	14 · 1 = 14
3 · 2 = 12	12 · 1 = 24
127 · 1 = 127	1 · 2 = 2
23 · 1 = 46	1 · 2 = 4
2 · 1 = 6	1 · 3 = 6
<u>231</u>	<u>50</u>

Определив этим путем сумму произведений уклонов на частоту каждой клетки во всех четырех квадрантах, мы легко получим и общую сумму подобных произведений для всей таблицы, так как эта величина равна, очевидно, алгебраической сумме данных 4 величин, т. е.

$$\Sigma r a_x a_y = 737 - 3 - 231 + 50 = + 553.$$

Теперь нам остается определить величины b и c в каждом ряду, для чего нужно вычислить моменты первой и второй степени от A (v_1 и v_2) для того и другого ряда. При этом получаем в ряду роста (X)

откуда $b_x = v_1 = -0,030$ и $v_2 = 1,258$,

в ряду веса (Y) $c = \sqrt{1,258^2 - 0,030^2} = \pm 1,1212$;

откуда $b_y = v_1 = -1,039$ и $v_2 = 1,913$,

$$c = \sqrt{1,913^2 - 1,039^2} = \pm 0,9127.$$

Следовательно, $b_x = -0,030$; $b_y = -1,039$; $c_x = 1,1212$; $c_y = 0,9127$. Подставляя все эти величины в формулу Браве, имеем:

$$r = \frac{\Sigma r a_x a_y - n b_x b_y}{n c_x c_y} = \frac{553 - 1000 \cdot (-0,030) \cdot (-1,039)}{1000 \cdot 1,1212 \cdot 0,9127} = \frac{553 - 3,117}{1023,306} = + 0,5384.$$

Таким образом, здесь между ростом и весом наблюдается положительная корреляция, измеряемая коэффициентом в 54%. Если мы произведем все эти вычисления для второго приведенного выше примера корреляционной зависимости — между весом семян ячменя и содержанием в них жира (что рекомендуется проделать читателю самостоятельно), то получим $r = -0,447$, т. е. отрицательную корреляцию в 45%.

Коррелятивная зависимость около 50% может быть названа средней: в этом случае корреляция между рядами имеется, но она еще довольно далека от случая полной корреляции. Приведем теперь два примера того, когда корреляция двух рядов или очень велика и близка к полной или, наоборот, совсем мала. Примеры эти мы возьмем из области краниологии, при чем дело идет здесь о том, в какой степени различные промеры на черепе кроликов зависят от его общей длины, измеряемой в виде так называемой основной (базилярной) длины (17). Для сравнения с последней мы возьмем здесь, во-первых, наибольшую ширину черепа в скуловых дугах и, во-вторых, расстояние между краем слухового отверстия и задним краем скуловой дуги.

Все эти промеры были произведены на 49 кроличьих черепах, при чем их колебания и средняя величина оказались таковы:

базилярная длина . 63—93 мм. $M = 71,740 \pm 0,806$
 наибольшая ширина . 38—48 мм. $M = 41,903 \pm 0,743$
 расстояние скуловой дуги от слухового прохода $4\frac{1}{4}$ — $7\frac{1}{4}$ мм. $M = 5,975 \pm 0,100$

Приняв первый промер за подлежащее свойство, а два других за зависимые, составим для каждого из них корреляционную таблицу. При этом получаем

Таблица корреляции между базилярной длиной и наибольшей шириной 49 черепов кроликов.

X \ Y	38—38,5	39	39, 40	40, 41	41, 41,5	42—42, 43	43, 44—44, 45	45, 46	46, 47	47, 48	48, 49	Σ
61—63,5	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
64—66,5	1	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	6
67—69,5	—	—	4	3	5	—	—	—	—	—	—	12
70—72,5	—	—	1	6	4	2	—	—	—	—	—	13
73—75	—	—	—	1	7	2	1	—	—	—	—	11
76—78,5	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	2
79—81,5	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1
82—84	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1
85—87,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
88—90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
91—94,5	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
Σ	1	4	6	11	16	5	4	1	—	—	1	49

Приняв здесь за нулевые классы 70—72,5 для первого свойства и 41—41,5 для второго, получаем:

$$\Sigma r a_i a_j = 30 - 0 - 5 + 115 = +140; b_x = +0,1633 \text{ и } b_y = +0,6530;$$

$$\epsilon_x = 1,8800 \text{ и } \epsilon_y = 1,7327.$$

Отсюда

$$r = \frac{140 - 49 \cdot 0,1633 \cdot 0,6530}{49 \cdot 1,8800 \cdot 1,7327} = \frac{140 - 4,1504}{159,6166} = + 0,8511.$$

Здесь, таким образом, корреляция очень значительная.

Составим теперь корреляционную таблицу для второй пары свойств, при чем имеем:

Таблица корреляции между базиллярной длиной и расстоянием скуловой дуги от слухового прохода 49 черепов кроликов.

X \ Y	4 1/4	4 1/2	4 3/4	5	5 1/4	5 1/2	5 3/4	6	6 1/4	6 1/2	6 3/4	7	7 1/4	Σ
61—63,5	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
64—66,5	—	—	—	—	—	1	—	3	—	—	—	2	—	6
67—69,5	—	—	—	1	—	3	2	2	1	1	—	2	—	12
70—72	1	—	—	—	1	1	—	5	2	1	—	1	—	13
73—75,5	1	—	1	—	—	—	—	4	1	2	—	2	—	11
76—78,5	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	2
79—81,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
82—84,5	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
85—87,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
88—90,5	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1
91—91,5	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Σ	2	—	1	4	2	5	2	15	5	5	—	7	1	49

Приняв здесь за нулевые классы снова 70 — 72,5 для первого свойства и 6 для второго, получаем:

$$\Sigma r a, a_1 = 28 - 49 - 27 + 35 = -13; b_x = + 0,1633 \text{ и } b_y = -0,1020;$$

$$\sigma_x = 1,8800 \text{ и } \sigma_y = 2,8157.$$

Отсюда

$$r = \frac{-13 - 19 \cdot (0,1633) \cdot (-0,1020)}{19 \cdot 1,8800 \cdot 2,8157} = \frac{-13 - 0,361}{259,3821} = -0,0469.$$

Таким образом, здесь корреляции почти совсем нет.

Для каждой величины
среднюю ошибку
вероятная ошибка
угле:

Вместо нее мы будем
по формуле:

Вычислим эту величину
для которых мы определяем
При этом имеем:

1) 100

(2) 4

(3) 4

Таким образом, корреляция зависит от величины самого свойства, и наоборот, видно на двух последних корреляциях зависимость для случаев, где цифры дают уже незначительные коэффициенты. Когда коэффициент может возникнуть во всех случаях изменения, то должно изменение одного свойства обозначается изменением первого (или второго) свойства.

Для каждой величины мы должны уметь определять ее вероятную или среднюю ошибку. По исследованиям Пирсона и Филона (10) вероятная ошибка коэффициента корреляции вычисляется по формуле:

$$E_r = 0.6745 \cdot \frac{1 - r^2}{\sqrt{n}}$$

Вместо нее мы будем пользоваться *средней ошибкой*, определяемой по формуле:

$$m_r = \frac{1 - r^2}{\sqrt{n}}$$

Вычислим эту величину для каждого из тех трех случаев, в которых мы определяли коэффициент корреляции по формуле Браве. При этом имеем:

	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>m_r</i>
(1)	1000	0,5384	$\frac{1 - 0,5384^2}{\sqrt{1000}} = 0,0224$
(2)	49	0,8511	$\frac{1 - 0,8511^2}{\sqrt{49}} = 0,0393$
(3)	19	0,0469	$\frac{1 - 0,0469^2}{\sqrt{49}} = 0,1425$

Таким образом, средняя (как и вероятная) ошибка коэффициента корреляции зависит всецело от числа особей сравниваемых рядов и от величины самого коэффициента. Чем выше последний, тем меньше ошибка, и наоборот, при одном и том же числе особей, как это ясно видно на двух последних примерах. Вообще же установление степени коррелятивной зависимости с достаточной долей достоверности возможно лишь для случаев, где дело идет не менее как о 30 особях: меньшие цифры дают уже ненадежные результаты.

Когда коэффициент корреляции двух свойств определен, то легко может возникнуть вопрос, с какой скоростью изменяется одно из них в случае изменения другого, т. е. если хотя бы первое свойство изменилось на столько то единиц, то на сколько единиц соответственно должно измениться второе свойство? Подобное соотношение изменения одного свойства к изменению другого носит название *регрессии* и обозначается обыкновенно буквой *R*, при чем если нас интересует изменение второго (относительного) свойства в связи с изменением первого (подлежащего), то это обозначается, как $R_{\frac{y}{x}}$, если же, наоборот, изменение первого в связи с изменением второго, то как $R_{\frac{x}{y}}$.

Величина регрессии зависит, во-первых, от коэффициента корреляции обоих рядов и, во-вторых, от степени их изменчивости, измеряемой, как известно, квадратическими отклонениями. Ее легко определить по формулам:

$$R_{\frac{y}{x}} = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x} \text{ и}$$

$$R_{\frac{x}{y}} = r \frac{\sigma_x}{\sigma_y}.$$

Эти формулы не требуют, конечно, каких-либо пояснений, хотя все же следует отметить, что здесь квадратические отклонения берутся в их абсолютном виде, т. е. при их вычислении обязательно учитывается и величина классовых промежутков.

Вычислим теперь величину регрессии для тех примеров, с которыми мы имели дело раньше. Что касается до первого из них, т. е. корреляции роста и веса человека, то выше мы определили, что здесь $r = +0,5384 \pm 0,0221$; $\sigma_x = 1,1212$ и $\sigma_y = 0,9127$. Согласно тому, что было сказано выше (стр. 72) о взаимоотношениях σ и λ ,

$$\sigma = \epsilon \cdot \lambda$$

где λ — величина классowego промежутка в ряду. Для ряда роста в нашем примере он равен 6 см., для ряда веса 9 килограммам. Таким образом,

$$\sigma_x = 6 \cdot 1,1212 = 6,7272 \text{ см. и } \sigma_y = 9 \cdot 0,9127 = 8,2143 \text{ кг.}$$

Отсюда

$$R_{\frac{y}{x}} = +0,5384 \cdot \frac{8,2143}{6,7272} = +0,6574 \text{ килограмма}$$

на один сантиметр роста,

$$R_{\frac{x}{y}} = +0,5384 \cdot \frac{6,7272}{8,2143} = +0,4409 \text{ сантиметра}$$

на один килограмм веса,

т. е. приращение роста на один сантиметр вызывает в среднем повышение веса на 657 граммов и, наоборот, повышение веса на одно кило заставляет предполагать, что и рост увеличился приблизительно на $\frac{1}{2}$ сантиметра.

Во втором примере (отрицательной) корреляции между весом семян ячменя и содержанием в них жира, как было отмечено выше, коэффициент корреляции $r = -0,447$, при чем $\sigma_x = 0,829$ и $\sigma_y = 1,031$.

... промежуток
... жира. Ввод
получаем

$$R_{\frac{y}{x}} = -0,4$$

на каждый миллиграмм

$$R_{\frac{x}{y}} = -0,447$$

... каждый процент сод
... приращение одног
... уменьшение дру
... отрицательные.

Как и коэффициент
... с ее вероятной
... следующей формуле

$$R_{\frac{y}{x}} = 0,6745 \cdot \frac{\sigma_y}{\sigma_x}$$

Так как r всегда мен
регрессии это выражен

Значит, в первом хо
изобразить так:

$$R_{\frac{y}{x}} = +0,6574$$

Мы вернемся к в
этой главы. теперь же
чивости, которого до с
был назван нами
... — Сюда отно
известный диморфизм
дается на две или не
собой, отличающихся
еще какой-нибудь ос
ственно цифрами, ка
или рядовой изменчи

Классовые промежутки здесь равны в ряду X 5 мгр. и в ряду Y — 0,5% жира. Вводя их величину непосредственно в формулы получаем

$$R_y = -0,447 \cdot \frac{1,031 \cdot 0,5}{0,829 \cdot 5} = -0,0556\% \text{ жира}$$

на каждый миллиграмм веса и

$$R_x = -0,447 \cdot \frac{0,829 \cdot 5}{1,031 \cdot 0,5} = -3,594 \text{ миллиграмма веса}$$

на каждый процент содержания жира,

т. е. приращение одного из этих свойств вызывает указанное каждой цифрой уменьшение другого, так как корреляция, а, значит, и регрессия здесь отрицательные.

Как и коэффициент корреляции, величина регрессии изображается вместе с ее вероятной или же средней ошибкой. Первая определяется по следующей формуле:

$$E_{R_y} = 0,6745 \cdot \frac{\sigma_y}{\sigma_x} \sqrt{1 - r^2} \quad \text{и} \quad E_{R_x} = 0,6745 \cdot \frac{\sigma_x}{\sigma_y} \sqrt{1 - r^2}$$

Так как r всегда меньше единицы, то в формуле *средней ошибки регрессии* это выражение можно упростить так:

$$m_{R_y} = m_r \cdot \frac{\sigma_y}{\sigma_x} \quad \text{и} \quad m_{R_x} = m_r \cdot \frac{\sigma_x}{\sigma_y}$$

Значит, в первом хотя бы примере величину регрессии приходится изобразить так:

$$R_y = +0,6574 \pm 0,0273 \text{ кгр. и } R_x = \mp 0,4409 \pm 0,0183 \text{ см.}$$

Мы вернемся к вопросу о коррелятивной изменчивости еще в конце этой главы. теперь же должны остановиться на том особом виде изменчивости, которого до сих пор не касались почти совсем и который выше был назван нами *качественной* или *альтернативной изменчивостью*. — Сюда относятся все случаи, когда в пределах вида имеется известный диморфизм или полиморфизм, т. е. когда такой вид распадается на две или несколько (обыкновенно на небольшое число) групп особей, отличающихся друг от друга или полом, или окраской, или еще какой-нибудь особенностью, которую трудно выразить непосредственно цифрами, как это делается всегда в случаях количественной или рядовой изменчивости. Предположим, что статистические данные

говорят нам, что среди населения известной местности наблюдается 48% женщин и 52% мужчин, при чем по цвету глаз и тех и других можно разбить на 4 группы: с голубыми глазами (23%), с серыми глазами (41%), с карими глазами (30%) и с черными глазами (6%)—все эти данные представляют собою, конечно, пример качественной изменчивости.

Во всех случаях подобного рода частоту каждой подобной группы выражают обычно в процентах от общего числа особей, благодаря чему их взаимное отношение друг к другу, как в двух приведенных сейчас примерах, выступает вполне ясно. Но можем ли мы ограничиться только этим: нельзя ли применить и к случаям качественной изменчивости все то, что нами было установлено выше для случаев количественной изменчивости, начиная с вычисления средней величины и кончая коэффициентом корреляции? На это приходится ответить безусловно утвердительно, хотя не каждый из изложенных выше приемов находит здесь достаточно instructивное применение.

Что касается прежде всего до вычисления средней величины, то это понятие весьма мало приложимо к случаям подобного рода, хотя ее и здесь всегда не трудно вычислить. Например, для приведенного выше примера процентного отношения мужчин и женщин можно принять, что здесь имеется два класса особей: имеющих известную особенность и лишенных ее, в частности мужчин и не-мужчин. Первые образуют класс, который мы можем обозначить цифрой 1 (присутствие особенности), вторые—другой класс, который следует уже обозначить 0 (отсутствие особенности), при чем для нашего примера имеем

	не-мужчины	мужчины
класс	0	1
частота	48	52

откуда не трудно определить и среднюю величину $M = 52\%$ мужчин. Эта величина говорит здесь очень мало, но тот прием, с помощью которого она была определена, чрезвычайно характерен для вариационно-статистической обработки случаев качественной изменчивости: сколько бы ни было у нас отдельных групп ее (2, 3, 4, как в приведенном выше примере цвета глаз), их разделяют всегда для этого на два класса: 1-класс (имеющих ту или иную особенность) и 0-класс (лишенных ее), которые резко противопоставляют друг другу, откуда и другой термин для качественной изменчивости, именно *изменчивость альтернативная* (чередовая).

Тот же самый прием приходится применять, если мы желаем определить для того или иного случая альтернативной изменчивости его *квадратическое уклонение*. Разберем это предварительно в общей форме, на буквах.

Илиная 0-класс
средних моменты пере
класс
число особей
От них без труд
так как
 $\sum x^2 = \dots$
Нам же, вместо n под
 $\frac{1}{n} \sum nb - b^2 = \dots$
Таким образом вы
будет формулой для вы
альной изменчивости
Таким образом, в
ия и женщины квадра
или обратиться к п
ставлять всем осталь
д.), при чем для к
тиского уклонения:
голубые 23% о прот
серые 41% о прот
карие 30% о прот
черные 6% о прот

Перед нами ряд из 2 классов (0-класс и 1-класс), при чем к первому относится a особей, ко второму b особей, и сумма тех и других равна общему числу членов ряда ($a + b = n$):

классы	0	1	
число особей	a	b	$a + b = n$.

Принимая 0-класс за исходный пункт вычислений (A), легко определяем моменты первой и второй степени от A :

$$\nu_1 = \frac{\sum pa}{n} = \frac{b \cdot 1}{n} = \frac{b}{n} \quad \nu_2 = \frac{\sum pa^2}{n} = \frac{b \cdot 1^2}{n} = \frac{b}{n}$$

От них без труда переходим к квадратическому уклонению, так как

$$\sigma = \sqrt{\nu_2 - \nu_1^2} = \sqrt{\frac{b}{n} - \frac{b^2}{n^2}} = \sqrt{\frac{nb - b^2}{n^2}} = \frac{\sqrt{nb - b^2}}{n}$$

Наконец, вместо n подставляем $(a + b)$ и получаем:

$$\sigma = \frac{\sqrt{nb - b^2}}{n} = \frac{\sqrt{(a+b)b - b^2}}{a+b} = \frac{\sqrt{ab + b^2 - b^2}}{a+b} = \frac{\sqrt{ab}}{a+b}$$

Таким образом выражение

$$\sigma = \frac{\sqrt{ab}}{a+b}$$

и будет формулой для вычисления квадратического уклонения при альтернативной изменчивости.

Таким образом, в приведенном выше примере распределения мужчин и женщин квадратическое уклонение $\sigma = \frac{\sqrt{48 \cdot 52}}{100} = 49,96\%$.

Если обратиться к цвету глаз, то каждый из них нужно противопоставлять всем остальным (голубые—не голубым, серые—не серым и т. д.), при чем для каждого получаются следующие величины квадратического уклонения:

голубые	23% против 77% не голубых	$\sigma = \frac{\sqrt{23 \cdot 77}}{100}$	12,08%
серые	41% против 59% не серых	$\sigma = \frac{\sqrt{41 \cdot 59}}{100}$	49,18%
карие	30% против 70% не карих	$\sigma = \frac{\sqrt{30 \cdot 70}}{100}$	45,83%
черные	6% против 94% не черных	$\sigma = \frac{\sqrt{6 \cdot 94}}{100}$	23,75%

Словом, при этом и квадратическое отклонение выражается здесь всегда в процентах, при чем величина его не превышает 50% (последнее в том случае, когда оба класса вполне равны друг другу и

$$\sigma = \pm \frac{\sqrt{50 \cdot 50}}{100}.$$

Выведенное этим путем квадратическое отклонение не представляет подобно средней величине большого интереса само по себе, но оно крайне важно тем, что от него можно перейти к *средней ошибке*, вычисление которой во многих случаях представляет большой интерес и при альтернативной изменчивости. Поясним вывод ее на каком-нибудь реальном примере.

В своей недавно появившейся работе по изменчивости ветреницы *Anemone patens* Гордягин (7) установил, что по окраске цветков среди представителей этого растения можно различать три типа—чисто фиолетовый, фиолетово-белый и фиолетово-желтый, которые для простоты мы будем называть дальше просто белым и желтым. Так как отношение всех этих типов друг к другу было довольно постоянно и, видимо, не зависело от изменчивых метеорологических условий, то автор высказывает предположение, что их происхождение зависит от гибридизации, именно что фиолетовая *Anemone patens* встретила с другим близким видом того же рода, принесшим с собою зачатки желтоцветности, и процесс так называемого расщепления у их гибридов в настоящее время еще не закончился. По мнению Гордягина, если это, действительно, так, то это расщепление должно идти здесь согласно законам Менделя в отношении 3 фиолетовых—4 желтых—9 белых. Остается выяснить, насколько отношения, наблюдаемые в природе, т. е. частоты всех этих типов, отвечают данной схеме.

В 1906 году Гордягиным было собрано 1600 цветков *Anemone patens*, среди которых оказалось 285 фиолетовых, 386 желтых и 929 белых: это будут *наблюдаемые числа*. Если бы в данном случае имело место совершенно правильное распределение в отношении 3—4—9, то мы должны ожидать 300 фиолетовых, 400 желтых и 900 белых цветков: это будут *ожидаемые числа*. Остается решить, достаточно ли близки наблюдаемые числа к ожидаемым, что станет совершенно ясным, если мы определим среднюю ошибку каждого из ожидаемых чисел и посмотрим, как относится к ней разность между данным наблюдаемым и ожидаемым числом.

Мы установили, что в случае альтернативной изменчивости $\sigma = \frac{\sqrt{ab}}{a+b}$ и выражается в процентах. Таким образом, если n —общее число случаев, а q —данное ожидаемое число, то его $\sigma_q = \frac{\sqrt{q(n-q)}}{n}$ процентов или

$$\sigma_q = 100 \frac{\sqrt{q(n-q)}}{n} \text{ } \%. \text{}$$

Средняя ошибка, как мы видели, выражается в процентах. Если же мы хотим выразить ее в абсолютных величинах, то для этого достаточно умножить ее на сумму ожидаемых чисел. Таким образом, средняя ошибка для каждого из ожидаемых чисел будет равна $\sigma_q \cdot \frac{n}{100}$. Если же мы хотим выразить ее в абсолютных величинах, то для этого достаточно умножить ее на сумму ожидаемых чисел. Таким образом, средняя ошибка для каждого из ожидаемых чисел будет равна $\sigma_q \cdot \frac{n}{100}$.

Однако в данном случае квадратическое отклонение лучше выражать не в процентах, а в долях общего числа случаев (n), что достигается заменой в данной формуле цифры 100 буквой n и она принимает такой вид

$$\sigma = n \cdot \sqrt{\frac{q(n-q)}{n}} = \sqrt{q(n-q)}$$

для данного числа n .

Средняя ошибка, как мы хорошо знаем, есть производное σ в n именно

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

значит

$$m_q = \frac{\sqrt{q(n-q)}}{\sqrt{n}} = \sqrt{\frac{q(n-q)}{n}}$$

т. е. при альтернативной изменчивости средняя ошибка любого ожидаемого числа составляет корень квадратный из произведения данного ожидаемого числа на сумму остальных, деленного на общее число случаев.

Применяя эту формулу к взятому нами примеру, имеем:

$$\begin{aligned} q_1 &= 300, & m_{q_1} &= \sqrt{\frac{300 \cdot 1300}{1600}} = 15,61 \\ n &= 1600, & q_2 &= 400, & m_{q_2} &= \sqrt{\frac{400 \cdot 1200}{1600}} = 17,32 \\ & & q_3 &= 900, & m_{q_3} &= \sqrt{\frac{900 \cdot 700}{1600}} = 19,84 \end{aligned}$$

Отсюда получаем:

наблюдаемые числа (p)	285	386	929
ожидаемые числа (q)	300	400	900
их средние ошибки (m)	15,61	17,32	19,84
разность между наблюдаемыми и ожидаемыми числами ($p-q$)	15	14	29

т. е. результат, который трудно считать вполне доказательным для данной гипотезы.

Таким образом, определение средней ошибки представляет известное значение и в случаях альтернативной изменчивости, почему к нему приходится постоянно прибегать при сравнении наблюдаемых и ожидаемых чисел, что особенно часто имеет место при работах в области явлений наследственности¹⁾. Точно так же вполне возможно определить

¹⁾ См. нашу книгу «Наследственность» глава IV.

при качественной изменчивости и коэффициент корреляции, для чего мы имеем чрезвычайно простой и остроумный способ, предложенный Пирсоном (12), сущность которого лучше выяснить первоначально в общей форме, на буквах.

Итак, предположим, что перед нами два ряда, каждый из которых может быть разбит только на 2 класса (0-класс и 1-класс), и вопрос идет о степени их корреляции друг с другом. Строим для этого и здесь корреляционную таблицу, которая в данном случае очень проста:

	0_y	1_y	
0_x	a	b	$E = a + b$
1_x	c	d	$F = c + d$
	$K = a + c$	$L = b + d$	n

Таким образом, один ряд (X) состоит из двух классов (0-класса и 1-класса) с частотами E и F , другой ряд (Y) также из двух классов с частотами K и L . Отсюда без труда определяем их квадратичные отклонения:

$$\sigma_x = \sqrt{\frac{EF}{n}} \text{ и } \sigma_y = \sqrt{\frac{KL}{n}}$$

Для вычисления коэффициента корреляции по формуле Браве необходимо определить в каждом ряду еще моменты 1 степени от 0-класса, обозначенные нами выше буквой b . О них мы говорили уже выше при выводе формулы для σ ; итак, здесь

$$b_x = \frac{F}{n} \text{ и } b_y = \frac{L}{n}$$

Наконец, $\sum p a_x a_y = d$, потому что во всех других клетках произведение частоты на величину отклонений равно нулю, так как по крайней мере один из множителей нуль ($\sum p a_x a_y = a \cdot 0 \cdot 0 + b \cdot 0 \cdot 1 + c \cdot 1 \cdot 0 + d \cdot 1 \cdot 1 = d$).

Теперь нам известны все величины, необходимые для вычисления коэффициента корреляции. Итак,

$$r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y} = \frac{d - n \cdot \frac{F}{n} \cdot \frac{L}{n}}{n \sqrt{\frac{EF}{n}} \sqrt{\frac{KL}{n}}} = \frac{nd - F \cdot L}{\sqrt{E \cdot F \cdot K \cdot L}}$$

выражение м
числителя, г
 $n = a + b$

Представим эти ве

$$nd - F \cdot L$$

$$r = \sqrt{\frac{E \cdot F \cdot K \cdot L}{E \cdot F \cdot K \cdot L}}$$

Таким образом, в

$$ad - bc$$

$$r = \sqrt{\frac{ad - bc}{E \cdot F \cdot K \cdot L}}$$

является формулой коэф
изменчивости, т. е. ког
тому измерению.

Применим теперь
меру. Предположим, тр
цветом глаз и волос у
относительно 44935 ос
на две группы: голубог
по цвету волос также
которым следует отнест
становив, сколько ли
только темные глаза,
строим на основании
в такой вид.

	X	Y
Цвет волос	Светлый	
	Темный	
Σ		

Применяем только

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{E \cdot F \cdot K \cdot L}} = \frac{ad - bc}{\sqrt{E \cdot F \cdot K \cdot L}}$$

Это выражение можно еще несколько упростить в части, относящейся к числителю, так как

$$n = a + b + c + d \quad F = c + d; \quad L = b + d.$$

Подставляя эти величины, имеем:

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{E \cdot F \cdot K \cdot L}} = \frac{(a + b + c + d) \cdot d - (c + d) \cdot (b + d)}{\sqrt{E \cdot F \cdot K \cdot L}} = \frac{ad - bc}{\sqrt{L \cdot F \cdot K \cdot L}}$$

Таким образом, выражение

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{E F K L}} = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}}$$

является формулой коэффициента корреляции в случае альтернативной изменчивости, т. е. когда дело идет о признаках, не подлежащих точному измерению.

Применим теперь эту формулу к какому-нибудь реальному примеру. Предположим, требуется определить степень корреляции между цветом глаз и волос у человека, для чего мы располагаем данными относительно 44935 особей. Разделим их прежде всего по цвету глаз на две группы: голубоглазых и имеющих более темные глаза, а затем по цвету волос также на две группы: блондинов, с одной стороны, к которым следует отнести и рыжих, и брюнетов и шатенов, с другой. Установив, сколько людей со светлыми волосами имело голубые и сколько темные глаза, а также те же цифры для темноволосых особей, построим на основании этих данных таблицу корреляции, имеющую здесь такой вид:

X \ Y		Цвет глаз.		Σ
		Голубой.	Темный.	
Цвет волос.	Светлый	25238	9679	34917
	Темный	4759	5259	10018
Σ		29997	14938	44935

Применяем только что выведенную нами формулу:

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{E F K L}} = \frac{25238 \cdot 5259 - 9679 \cdot 4759}{\sqrt{34917 \cdot 10018 \cdot 29997 \cdot 14938}} = +0,2351.$$

Этот коэффициент корреляции (23%) свидетельствует о сравнительно незначительной зависимости между цветом глаз и волос, что видно и из таблицы, так как оба цвета глаз присущи и темноволосым и светловолосым особям.

Возьмем еще один пример, касающийся вопроса о том, какова корреляция между мастью лошадей у бабушек и на внучек. Для этого все масти могут быть разделены на две группы: одна охватывает гнедую масть и все более темные, другая — рыжую масть и все более светлые. В результате наблюдений над 1000 подобных случаев получается следующая таблица:

X \ Y		Бабушки.		Σ
		Темные.	Светлые.	
Внучки.	Темные	486	188	674
	Светлые	172	154	326
Σ		658	342	1000

По той же формуле получаем:

$$r = \frac{486 \cdot 154 - 188 \cdot 172}{\sqrt{674 \cdot 326 \cdot 658 \cdot 342}} = 0,1912.$$

Если, наконец, мы хотим определить в данном примере величину регрессии между внучками и бабушками, то должны также вычислить величину квадратического отклонения в каждом ряду. Согласно уже упомянутому выше:

$$\sigma_x = \sqrt{\frac{674 \cdot 326}{1000}} = 0,4688 \text{ и } \sigma_y = \sqrt{\frac{658 \cdot 342}{1000}} = 0,4714.$$

откуда величина регрессии между внучками и бабушками:

$$R_{\frac{x}{y}} = r \cdot \frac{\sigma_x}{\sigma_y} = 0,1912 \cdot \frac{0,4688}{0,4714} = 0,1889.$$

Последний пример интересен в том отношении, что здесь мы имеем дело с одним из тех случаев, когда пытались разрешить вопрос наследственности чисто статистически и найти этим путем управляющие областью наследственности законы. Впервые на эту дорогу вступил Гильтон (6), которого за это некоторые даже склонны считать основа-

гелем точного учения о наследственности, главным же образом, разрабатывалась эта область Пирсоном. Последнему принадлежит знаменитое определение, что *наследственность есть корреляция между предками и потомками* или, лучше сказать, *корреляция между степенью родства и степенью сходства*, легшее в основу многочисленных работ самого Пирсона (9, 11, 13, 14, 15 и др.) и основанной им биометрической школы (см., главным образом, журнал «Biometrika»).

При этом исследование вопроса велось таким образом, что если было нужно определить, как наследуется данное свойство от отца к сыну или от матери к дочери, то составлялась просто таблица корреляции, вычислялся коэффициент последней, а также величина регрессии, которая и давала ответ на поставленный вопрос.

С примерами подобного рода мы встретимся в следующей главе, здесь же только отметим, что представителями биометрической школы были вычислены такие коэффициенты корреляции, а также величина регрессии при наследовании различных особенностей не только между родителями и детьми, но и между братьями и сестрами, дядями и племянниками и т. д. [см. напр. большую работу Пирсона о наследственности у человека (14, 15)]. Однако, открытие в 1900 году истинных законов, управляющих явлениями наследственности, именно законов Менделя, нанесло всем этим построениям биометриков решительный удар, показав, что все вычисляемые ими величины дают лишь математическое выражение тому, что мы наблюдаем, но совершенно не проливают света на истинную сущность происходящих при этом явлений. В самом деле, что говорит нам выведенная выше цифра регрессии при наследовании мастей у лошади кроме того, что этим только подтверждается наследственная передача данной особенности (ясная и без этих длинных вычислений)? Разве механизм наследования данной особенности становится при этом сколько-нибудь понятнее? И, конечно, сведение наследственности к корреляции между предками и потомками совершенно не делает для нас более ясным это сложное явление, открыть законы которого может лишь чисто биологическое исследование¹⁾.

Мы подходим здесь, таким образом, к последнему вопросу — о практической ценности определения степени коррелятивной зависимости, величины регрессии и т. п. Последний решается очень просто: коэффициент корреляции дает нам лишь то, для чего он и вычисляется, именно решение вопроса, связаны ли друг с другом различные вариационные ряды и, если да, то в какой степени. Все дальнейшие выводы приходится делать уже иным путем и учение о корреляции не может быть ответственно за их правильность или ошибоч-

¹⁾ См. цитированную выше книгу «Наследственность», глава III

ность. Выше мы видели, например, что одни промеры на черепе кроликов тесно связаны с его общей величиной, другие нет, но разве это решает вопрос, какие промеры характерны для различных пород данного вида? Точно так же и определение степени корреляции между особенностями родителей и детей, доказывая наследственный характер известных особенностей, отнюдь не разрешает вопроса о законе, управляющем этой наследственной передачей, почему и сведение наследственности только к корреляции совершенно неправильно. Тем не менее точный учет степени коррелятивной зависимости чрезвычайно важен при решении ряда вопросов, почему и все изложенные здесь для этого приемы играют важную роль при изучении изменчивости организмов.

е Дарвина. — Вопрос о на
Гальтона. — Исследов
Исследования Н
клинах и

До сих пор мы имели
живыми индивидуальными
покупности вариационны
Издаем множество под
ежение протекает совер
о, что будет, если
ть, будут давать потомс
еся к одному или к
в потомстве сохранят
да этом возникнут ка
еваем с одной из
и должны теперь по
Как известно, значи
эволюция, было
видов путем есте
ед в борьбе за жи
а в истории биоло
и разработано
другом так
и од
Дарвин
ный

Извес
перел
ах
ния
и
боле

ГЛАВА V.

Подбор.

Учение Дарвина. — Вопрос о наследственности индивидуальных уклонений. — Закон регрессии Гальтона. — Исследования Пирсона. — Популяции и чистые линии. Фенотип и генотип. — Исследования Ногансена. — Другие опыты подбора в чистых линиях, клонах и кровных линиях. — Роль подбора.

До сих пор мы имели дело, главным образом, с теми незначительными индивидуальными изменениями, которые и образуют в своей совокупности вариационный ряд. В каждом поколении любого вида мы наблюдаем множество подобных индивидуальных колебаний, если размножение протекает совершенно свободно, без каких либо ограничений. Однако что будет, если исчезнет это последнее условие — если, напротив, будут давать потомство лишь сходные друг с другом особи, относящиеся к одному или к другому концу вариационного ряда? Будут ли в потомстве сохраняться их индивидуальные особенности, или же при этом возникнут какие-нибудь иные отношения? При этом мы сталкиваемся с одной из главных проблем *учения о подборе*, к которой и должны теперь перейти.

Как известно, значение подбора ¹⁾, как одного из основных факторов эволюции, было выдвинуто Дарвином в его книге «Происхождение видов путем естественного подбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь» (7), с появления которой началась новая эпоха в истории биологических наук. Таким образом, учение о подборе и разработано Дарвином прежде всего в этой книге, а затем в его другом также классическом произведении: «Животные и растения в состоянии одомашнения» (8).

Дарвин различает прежде всего два главных вида подбора: *искусственный* и *естественный*, при чем первый из них представляет

¹⁾ Известный ученый и популяризатор идей Дарвина у нас в России А. К. Тимирязев переводит верную английскую терминологию словом «подбор», а не «отбор», проводя между этими двумя понятиями некоторое различие. Однако во всех языках для данного понятия существует только один термин, почему и по русским выражениям «подбор», «отбор» следует рассматривать, как синонимы, подобно хотя бы выражениям «уклонение» и «отклонение». Мы обычно пишем «подбор», так как это слово более употребительно в русской литературе.

авно известное. главным образом, практикам явление, тогда как открытие естественного подбора составляет одну из главных заслуг Дарвина. Однако принципиального различия между этими двумя видами подбора не существует и, напротив, они действуют совершенно одинаково.

Что касается до искусственного подбора, то объектом его действия являются, главным образом, различные породы наших домашних животных и культурных растений, которые и были получены или строго методически или более или менее бессознательно человеком при помощи этого вида подбора. По выражению Дарвина, «ключ к объяснению происхождения различных пород заключается во власти человека накапливать изменения путем подбора: природа доставляет последовательные изменения, а человек слагает их в известных полезных ему направлениях». Самый ход такого последовательного подбора в течение ряда поколений производителей, имеющих какой-либо выгодный или вообще желательный для заводчика или садовода признак, настолько общезвестен, что мы можем на этом здесь не останавливаться более подробно.

Естественный подбор по Дарвину совершается уже не в руках человека, а в свободной природе, и по силе своего действия он «так же неизмеримо превосходит слабые усилия человека, как произведения природы превосходят произведения искусства». Как известно, возникновение естественного подбора обязано по Дарвину борьбе за существование или жизненной конкуренции, разыгрывающейся постоянно на земле и особенно сильной между особями, относящимися к одному виду. В результате и возникает выживание наиболее приспособленных, которое и есть не что иное, как естественный подбор, приводящий к появлению уже не новых пород, а новых разновидностей и видов.

Подобно искусственному подбору и естественный основывается на тех незначительных индивидуальных особенностях, которыми все организмы одного и того же вида отличаются друг от друга. «Естественный подбор, говорит Дарвин, действует только, сохраняя и накапливая новые наследственные изменения, каждое из которых выгодно для сохраняемого существа», и в другом месте: «Не следует забывать, что под словом «изменения» разумеются исключительно индивидуальные различия».

Таким образом, по Дарвину выходит, что основой для деятельности того и другого вида подбора являются те индивидуальные различия, которые и образуют в своей совокупности каждый вариационный ряд. Деятельность подбора возможна при этом благодаря тому, что подобные индивидуальные различия, иначе говоря, все отклонения их от средней величины ряда являются в большей или меньшей степени наследственными. — «Изменчивость ненаследственная не про-

ивает никакого света на происхождение видов и совершенно бесполезна для человека», говорит Дарвин в своей книге «Прирученные животные и возделываемые растения», посвящая затем почти целую главу иллюстрации того, как упорно наследуются новые признаки самого различного рода, нормальные и ненормальные, полезные и вредные, касающиеся самых важных и самых нечуждых органов. Заканчивает свой общий обзор явлений наследственности Дарвин словами: «Таким образом, мы дошли до того, что смотрим на наследственность, как на правило, а на ненаследственность, как на аномалию».

Однако, мы напрасно стали бы искать в произведениях Дарвина строгого доказательства того, что выше было названо главной проблемой учения о подборе, именно наследственности индивидуальных различий. Такое доказательство может быть дано или очень точным наблюдением или, еще лучше, специально поставленным для этого опытом, Дарвин же считал действие подбора достаточно доказанным тем громадным материалом, который был собран им о получении этим путем новых пород домашних животных и растений сельскими хозяевами, заводчиками и садоводами, и отсюда он заключал и о наследственности индивидуальных отклонений. «Рассмотрение и изучение подобных фактов, говорит он в предисловии к своему труду о домашних животных и растениях, убедило меня, что теория наследственной передачи (изменениями вследствие естественного подбора в главных чертах совершенно справедлива».¹⁾ Тем не менее этого, конечно, нельзя признать мало-мальски достаточным, и столь важный вопрос требует самого тщательного исследования и проверки, которые возможны лишь с применением методов вариационной статистики орудия; которым Дарвин, как известно, не располагал. Вот почему и первое специальное исследование *вопроса о наследственной передаче индивидуальных особенностей*, т. е. отклонений от средней величины, было произведено уже значительно позже с развитием статистических приемов исследования.

¹⁾ К этому не мешает добавить, что Дарвин вообще был очень далек от той классификации явлений изменчивости, которой мы придерживаемся в настоящее время и которая была установлена позже него. Вот почему приравнивать те незначительные, но наследственные вариации организмов, на которых он строил свою теорию, нашим современным модификациям или флюктуациям, как их иногда называют, которые в слагаются обычно в вариационные ряды, едва ли правильно. Напротив, более тщательное изучение трудов Дарвина заставляет признать, что его «наследственные вариации» скорее отвечают нашим современным изменениям прерывистого типа в роде «ступенчатых» мутаций или некоторых комбинаций, о которых мы будем говорить в двух следующих главах и которые являются, действительно, всегда наследственными. Эту точку зрения выдвинул — правда, в несколько иной форме — уже Цлате (39), и теперь к ней присоединяется и автор настоящей книги. Однако здесь для нас важны не воззрения на этот вопрос самого Дарвина, а проблема наследственности индивидуальных отклонений и возможность закрепления их подбором, которая возникла безусловно на почве учения Дарвина, при чем положительное раз- решение ее многими, как видно из приведенных выше цитат, могло до некоторой степени опереться и на слова самого Дарвина.

Каким образом, однако, может быть разрешен данный вопрос? Путь к этому был указан уже в конце предыдущей главы, когда мы говорили о попытке свести наследственность к корреляции между предками и потомками, которая и ведет свое начало от тех исследований Гальтона (12), которые были посвящены интересующему нас вопросу.

Очевидно, если мы располагаем данными о развитии какою-нибудь признака у достаточно большого количества родителей и их детей, то для решения вопроса, передаются ли индивидуальные особенности родителей (иначе говоря, их отклонения от средней величины) детям, необходимо, составив корреляционную таблицу, определять коэффициент корреляции между особенностями родителей и особенностями детей, который и даст нам ответ на поставленный вопрос. Если при этом коэффициент корреляции окажется довольно значительным, то мы в праве признать индивидуальные особенности в большей или меньшей степени наследственными, если же он будет, напротив, очень мал, то следует отрицать подобную возможность. В первом случае, т. е. если коэффициент корреляции достаточно велик, и отклонения родителей от средней величины ряда передаются детям, можно определить и ту степень, с которой передается каждое такое отклонение, для чего нужно воспользоваться также знакомым нам приемом и определить величину регрессии данной особенности между родителями и детьми. Словом, здесь можно применить определенные вариационно-статистические приемы, которые дадут, конечно, больше, чем решение вопроса о наследственности или ненаследственности тех или иных особенностей на глаз.

Что касается до того фактического материала, который имел по этому вопросу Гальтон, то в его распоряжении были, во-первых, данные о величине семян душистого горошка в двух поколениях этих растений и, во-вторых, такие же данные о величине роста 204 пар родителей и их 928 взрослых детей в различных английских семьях. Остановимся первоначально на последнем из этих примеров.

Так как рост детей зависит от роста обоих родителей, то мы должны в данном случае определять корреляцию между ростом каждого из детей и средним родительским ростом в каждом семействе. Однако, из тех же данных Гальтона видно, что средний рост мужчин относится к среднему росту женщин, как 1,08 : 1. Благодаря этому следует ввести в рост каждой женщины эту поправку, умножив его на 1,08, отчего и формула для вычисления среднего родительского роста принимает следующий вид: $\frac{\bar{x} + 1,08 \bar{y}}{2}$, где \bar{x} и \bar{y} — рост отца и матери.

С этой поправкой мы можем теперь построить для собранных Гальтоном данных обычную таблицу корреляции роста родителей и детей, которая принимает следующий вид, если для большей простоты соединить каждые два класса Гальтона в один:

	6-7	7-8	8-9
Рост родителей	2	15	1
6-7	1	15	1
6-8	1	2	1
6-9	1	—	—
7-9	—	—	—
7-10	—	—	—
Σ	5	39	3

Вычисляя здесь коэффициент корреляции, мы найдем, что величина его равна 0,26, т. е. величина наследственной степени наследственности родителей. Чтобы определить величину регрессии, т. е. их отклонения от средней величины, так как здесь

регрессия $R = r \cdot \frac{\sigma_y}{\sigma_x}$, то мы найдем, что отклонения родителей от средней величины в данном случае детей равны 0,26, а отклонения детей от средней величины родителей равны 0,62, т. е. величина регрессии, в данном случае, равна 0,26. Знакомство с теорией корреляции нам притти к этому быстрому путем. Для этого достаточно прочитать простое графическое изображение на нашем рисунке. Квадрат роста родителей соединяется его точками с точками роста

X	Рост детей								Σ
	60,7	62,7	64,7	66,7	68,7	70,7	72,7	74,7	
Рост родителей									
64	2	7	10	14	4			—	37
66	1	15	19	56	11	11	1		144
68	1	15	56	130	148	69	11		430
70	1	2	21	48	83	66	22	8	251
72	—	—	1	7	11	17	20	6	62
74	—	—					4		4
Σ	5	39	107	255	287	163	58	14	928

Вычисляя здесь коэффициент корреляции, получаем $r = +0,449 \pm 0,026$, т. е. величина его во всяком случае свидетельствует об известной степени наследственности между ростом детей и ростом родителей. Чтобы определить, насколько дети наследуют особенности родителей, т. е. их отклонения от средней величины, определяем величину регрессии. Так как здесь $\sigma_x = 1,853$ дюйма и $\sigma_y = 2,583$ дюйма, то регрессия $R_y = r \cdot \frac{\sigma_y}{\sigma_x} = +0,625$ дюйма роста детей при повышении роста родителей на один дюйм. Мы видим отсюда, следовательно, что отклонения родителей передаются в данном случае детям не целиком, а частично, при чем, как показывает величина регрессии, в среднем дети наследуют около 0,62, т. е. приблизительно $\frac{2}{3}$ родительского отклонения.

Знакомство с теорией корреляции позволило нам прийти к этому выводу более быстрым путем, для менее же подготовленных читателей Гальтон дал и более простое графическое изображение данного случая, которое воспроизведено на нашем рис. 29. Здесь на сторонах квадрата нанесены средние величины роста родителей и детей, а в середине его точками обозначено, какая именно величина роста детей в среднем отвечает тому или иному росту

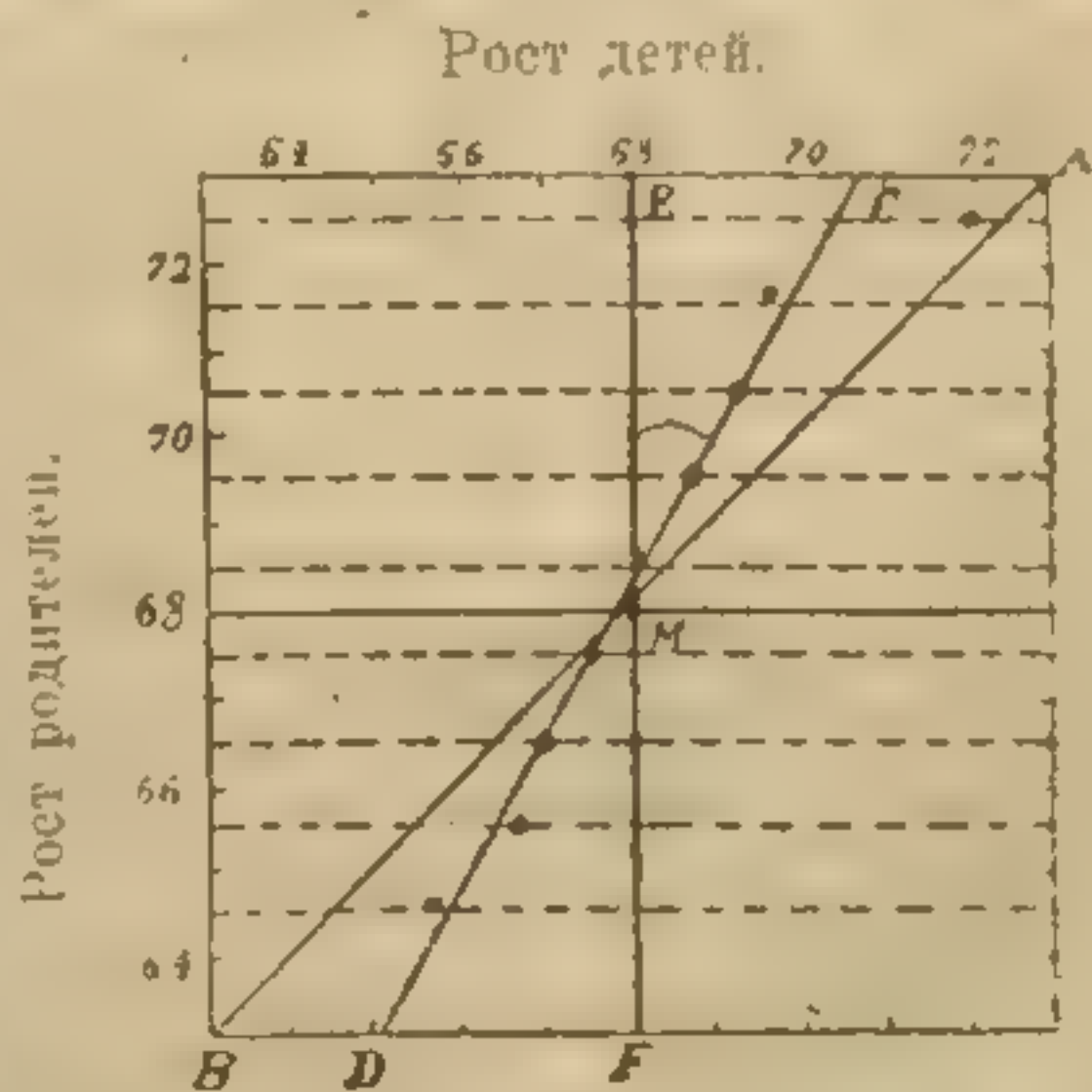


Рис. 29. Графическое изображение регрессии между родителями и детьми. По Гальтону из Гольдшмидта.

родителей согласно следующей таблице, вытекающей из приведенной выше подробной корреляционной таблицы Гальтона:

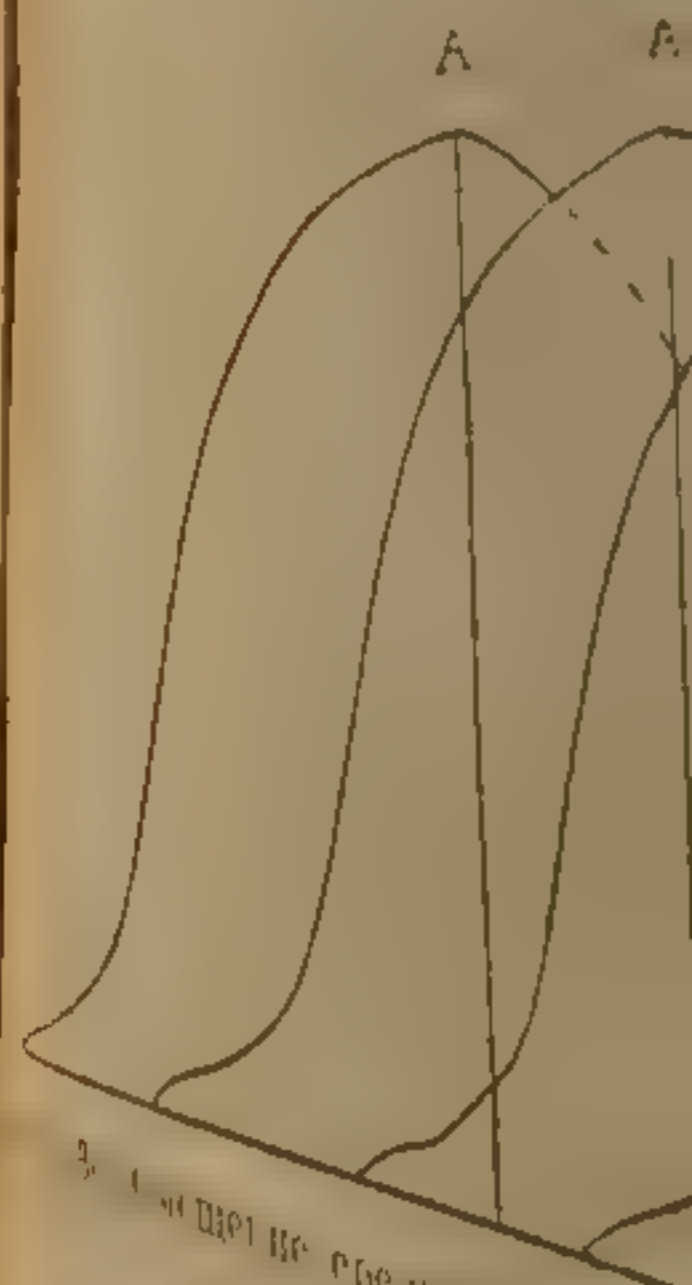
Родит. роста . . .	64,5	65,5	66,5	67,5	68,5	69,5	70,5	71,5	72,5
Рост детей . . .	65,8	66,7	67,2	67,6	68,3	68,9	69,5	69,9	72,2

Если бы рост родителей и детей в среднем совпадали, то отношение роста детей к росту родителей выразилось бы диагональю квадрата AB . Если бы, наоборот, родители совершенно не передавали своих индивидуальных особенностей детям, и последние возвращались в этом отношении к средней величине ряда, то средний рост детей всяких родителей изображала бы линия EF , к которой близка средняя родительского роста (около 68 дюймов). В действительности средние размеры роста детей, обозначенные на рисунке точками, располагаются на линии CD (так называемая линия регрессии, которая образует с линией EF некоторый угол CME . Величина тангенса этого угла или, что то же, отношение $CE:AE$) и является приблизительной величиной регрессии, т. е. показателем того, какая часть родительского отклонения в среднем наследуется детьми ¹⁾.

Таким образом, исследование данного случая говорит в пользу частичной наследственности индивидуальных отклонений от нормы. То же самое наблюдалось Гальтоном и при изучении другой особенности, именно величины семян душистого горошка в двух поколениях этих растений. Не приводя относящихся сюда цифр, заметим лишь, что величина регрессии здесь оказалась уже значительно меньше и равной около 0,35, т. е. это свидетельствует о том, что при этом уже не $2\frac{1}{2}\%$, а только 1% родительского отклонения от средней величины передавалась потомкам.

Основываясь на этих данных, Гальтон установил закон, управляющий, по его мнению, передачей особенностей родителей детям и названный им *законом регрессии* (law of filial regression). «Если, говорит он, понимать под индивидуальной особенностью различие между развитием у какой-нибудь особи данного признака и средним развитием его у всей группы подобных особей, то закон регрессии гласит, что *каждая индивидуальная особенность родителей проявляется и у потомства, но в среднем в меньшей степени*». Следовательно, с точки зрения наследственной передачи, каждое родительское отклонение от средней величины ряда распадается на две части: одна из них (*регрессия или степень наследственности от родителей*) передается потомству, другая же часть (*возврат к средней величине*) исчезает. Вот почему данный закон Гальтона называется иногда, особенно у немецких авторов, и *законом возврата* (Rückschlags-

¹⁾ Ср. изложенный выше (на стр. 100) графический способ Гальтона для определения величины корреляции.



...и не средн...
...деятельности как аск...
...ам деле, если каждое...
...ада, хотя бы частично...
...а усил... тот или ин...
...в среднем в...
...дет я сумм...
...ни 10...
...воз...
...т...
...на

gesetz). Таким образом, в случаях, исследованных Гальтоном, регрессия равнялась $\frac{2}{3}$ (рост человека) и $\frac{1}{3}$ (величина семян горошка). Возврат же был соответственно равен $\frac{1}{3}$ и $\frac{2}{3}$. Эти цифры, как показали исследования биометриков, носят, повидимому, совершенно случайный характер, но всегда, конечно, сумма регрессии и возврата равна родительскому отклонению от средней величины, т. е. единице.

Отметим здесь же, что, исходя из закона регрессии, Гальтон (13) пришел к другому закону, носящему название закона наследования от предков (law of ancestral heredity), который был еще более подробно разработан Пирсоном (36). Этот закон касается участия каждого из предков (родителей, дедов, прадедов, и т. д.) в образовании особенностей их потомства, т. е. относится всецело к учению о наследственности. Впрочем, в настоящее время он имеет исключительно историческое значение, что позволяет нам совершенно не останавливаться более на нем ¹⁾.

Таким образом, исследования Гальтона всецело подтвердили взгляд на наследственность индивидуальных особенностей, которые ложатся

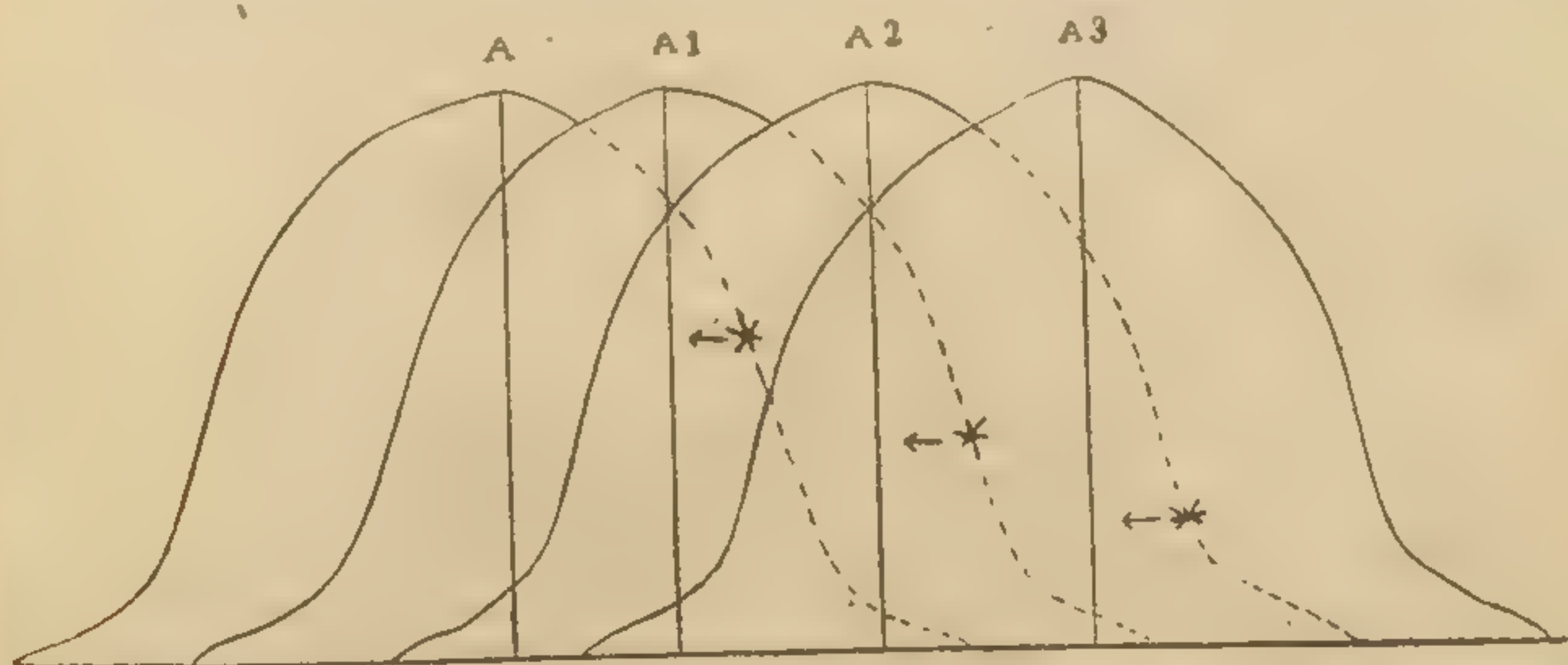


Рис. 30. Смещение средней величины и изменение характера кривой под влиянием подбора.—Из Гольдшмидта.

основу деятельности как искусственного, так и естественного подбора. В самом деле, если каждое отклонение от нормы, т. е. средней величины ряда, хотя бы частично наследственно, то мы можем с помощью подбора усилить тот или иной признак по нашему желанию и вместе с тем изменить и среднюю величину данной особенности. Этот процесс хорошо иллюстрируется схемой, изображенной на рис. 30, которую мы заимствуем из книги Гольдшмидта. На нем кривая исходного типа имеет вид А, при чем звездочкой обозначена та варианта кривой, которая подверглась отбору. В результате последнего известная часть подбираемого отклонения передается потомству, отчего и средняя величина несколько сместилась направо, так что кривая этого потомства

¹⁾ Подробнее об этом законе см. мою книгу „Наследственность“, глава III.

имеет благодаря этому вид 41. В этом поколении подбору подверглись также особи из правого конца ряда—их отклонения опять таки частично передались потомству, что вызвало новое смещение средней величины и всей кривой в положение 42 и т. д. В результате этого процесса благодаря частичной наследственности подбираемых отклонений после нескольких поколений получится совершенно новый тип, заметно отличающийся от старого.

Изложенные здесь идеи Гальтона о регрессии и возврате при наследовании индивидуальных отклонений и о действии подбора в качестве вывода из данного закона нашли себе вскоре сильную поддержку в работах Пирсона, из которых особенно можно отметить его исследование о регрессии и наследственности (35), о воспроизводительном подборе (37), а также более доступное положение его взглядов в «Грамматике науки» (38).

Пирсон произвел чисто математический анализ вопроса о способности подбора изменять типы, при чем он основывался на установленной им формуле для закона наследования от предков (в детали чего входить мы не будем). Полученные им результаты можно изобразить в виде следующей таблицы, где дается два ответа на поставленный вопрос в зависимости от того, были ли исходные средние родители гождественны с современным общим типом их (I) или же в то время они отличались от этого типа (II).

Число поколений, в течение которых подбор имел место.	Отклонение полученного типа от исходного в единицах подбираемого отклонения.	
	I	II
1	0,5000	0,6000
2	0,7500	0,8049
3	0,8750	0,9027
4	0,9375	0,9514
5	0,9687	0,9717
6	0,9844	0,9879
...
...	1,0000	1,0000

Как видно из таблицы, в обоих этих случаях получаются вполне тождественные результаты: именно после подбора в течение 4 поколений потомство получает в среднем уже свыше 0,9 исходного отклонения.

ния, а через 6 поколений оно имеет тип, отличающийся (также в среднем) всего на 1—2% от исходного крайнего типа, с которого начался процесс подбора. Все это является лишь яркой иллюстрацией того „всемогушества естественного подбора“, о котором незадолго до того писал один из наиболее горячих сторонников этого начала — Вейсманн (45). И, действительно, на основании этих вычислений Пирсон приходит к заключению, что если подвергнуть подбору ряд лиц, имеющих около 59—60 дюймов роста, то уже через 6 поколений получится тип, не отличающийся в среднем заметно от 60 дюймов (почти предельный рост среди современных людей), и тип этот, по мнению Пирсона, должен оставаться постоянным даже при устранении дальнейшего подбора. «Даже для такого медленно размножающегося животного, как человек, продолжает далее Пирсон, двухсот лет было бы достаточно, чтобы произвести надлежащее изменение; для птиц, насекомых и некоторых млекопитающих было бы достаточно шести лет, чтобы произвести изменение еще более значительное». — Все эти данные убеждают в конце концов Пирсона в том, что «результаты естественного подбора могут сказаться гораздо быстрее, чем это обычно принимается» и что «даже у человека естественный подбор есть факт, а не гипотеза».

Пирсон не ограничился, однако, констатированием роли подбора в общих чертах, а пытался распространить свой анализ и на отдельные виды подбора. Так, по его мнению, для теории эволюции кроме естественного подбора необходим еще и половой, при чем в последнее понятие он вкладывает более широкий смысл, чем Дарвин, понимая под ним «всякую дифференциацию половых сношений, раз она ограничивает для данной формы свободу скрещивания». «Естественный подбор, говорит он, требует избирательного скрещивания, полового подбора в самом широком смысле этого слова, для того чтобы создать ту преграду в области оплодотворения, без которой не могут возникать новые виды» (38). Собственные исследования Пирсона над цветом глаз, высотой роста и т. д. убедили его, что такого рода половой подбор, вернее сортирующее скрещивание, имеет место даже в человеческом обществе.

Однако, по мнению этого исследователя, в деятельности подбора имеется еще одна сторона, именно связь его с плодовитостью. Такой подбор, тесно связанный с плодовитостью, Пирсон называет *генетическим* или *воспроизводительным* (*репродуктивным*), при чем, по его мнению, этого вида подбора было бы вполне достаточно, чтобы объяснить эволюцию и постепенное изменение форм, если бы даже было доказано, что естественного подбора не существует (37, 38).

Что касается до сущности генетического подбора, то она состоит в том, что у большинства организмов должна быть тесная коррелятивная связь между плодовитостью, с одной стороны, и некоторыми

признаками, с другой. В этих случаях организмы, относящиеся к какому виду, должны постепенно изменяться, пока их общий тип не совпадет с тем, который связан с наибольшей плодовитостью. Исследования Пирсона показали ему, что у некоторых растений самый частый тип является в то же время и наиболее плодовитым, и что, с другой стороны, у человека можно подметить заметную коррелятивную связь между плодовитостью и некоторыми чисто внешними признаками (например, с темным цветом глаз и т. д.). Кроме того ему удалось показать, что плодовитость является наследственным признаком, а существование наследственной плодовитости и есть основа генетического подбора. Все это показывает, по мнению Пирсона, что воспроизводительный подбор играет очень крупную роль не только в эволюции диких видов, но и у человека.

Нельзя не признать, что все эти соображения о генетическом подборе очень остроумны, однако их трудно считать вполне доказанными и даже более того — многое в них представляется сомнительным. К тому же приводимый Пирсоном фактический материал очень невелик, а, главное, носит исключительно статистический характер и эти обстоятельства лишают его особой убедительности. Впрочем, вопрос о воспроизводительном или половом подборе не более как деталь общего учения о подборе вообще, которое нас здесь только и интересует. Работы Пирсона с этой точки зрения важны в том отношении, что в них учение о подборе в лице его главной проблемы — вопроса о наследственности индивидуальныхклонений — достигло своего кульминационного пункта. В конце девяностых годов, к которым относятся главнейшие работы Пирсона, действительно, казалось, что эти проблемы и весь вопрос о подборе окончательно решен. «Более уже не существует вопроса о том, говорит он, является или нет дарвинизм гипотезой, пригодной для описания прогрессивных изменений жизненных форм — практически доказано, что все предполагаемые им факторы этих изменений существуют, как величины, количественно определенные. Остается вопросом лишь степень действия подбора; и если биологи, исходя из своих данных, дают количественные определения протекших эпох, мнение их заслуживает совершенно такого же доверия, как и мнения так называемых точных наук». — Так писал Пирсон в 1899 году, и однако уже через несколько лет вопрос этот вступил в совершенно новую стадию благодаря появлению классического исследования Ноганнсена.

Работа Ноганнсена, появившаяся в 1903 году в виде небольшой книжки, заключающей всего 68 страниц, носит заглавие: «О наследственности в популяциях и в чистых линиях» (22). — Поясним прежде всего значение этих двух терминов, а также тесно связанных с ними понятий фенотипа, генотипа и биотипа, установленных Ноганнсеном несколько позже в его классической сводке: «Элементы точного учения о наследственности», первое издание которой вышло в 1909 году (23).

Под именем *популяции* (в дословном переводе «население») еще до Поганнсена понимали любую произвольно взятую группу особей, относящихся к какому-нибудь виду, разновидности, расе и т. д. Когда выше мы упоминали про исследование той или иной особенности у человека или какого-либо другого объекта из животного или растительного царства—хотя бы про передачу роста в 204 английских семействах, или про наследование величины семян у душистого горошка, или про различные случаи коррелятивной зависимости, разобранные в предыдущей главе,—речь шла всюду именно о таких популяциях. Конечно, при этом вопрос об однородности подобного случайно взятого материала совершенно не поднимался, да такой однородности в популяциях обычно и не бывает. Среди 204 английских семейств, изученных, например, Гальтоном, не только могли быть, но, вероятно, и были смешаны потомки различных рас, столь же смешанное происхождение имели, очевидно, все те «горошки», «ячмени», «лошади», «кролики», с которыми мы имели дело раньше, и т. д.

Когда же, наоборот, мы можем иметь полную уверенность в совершенной однородности и строгой однотипности какого-либо материала? Это возможно лишь в тех случаях, когда весь этот материал имеет одинаковое происхождение, при чем даже не от двух особей, как это обычно бывает (такие две особи всегда могут быть несколько различны), а только от одной, что имеет место в случаях бесполого размножения, партеногенеза или в случае самооплодотворения, возможного у многих растений. При этом, если только такая особь, как говорится «чиста»¹⁾, т. е. не представляет собою продукта смешения различных особей—не является помесью или гибридом, то мы можем быть уверены в полной однородности происходящего от нее потомства. Для группы особей, происходящих от одной единственной самооплодотворяющейся формы (при условии ее полной гомозиготности или «чистоты»), Поганнсен и предложил название *чистой линии*.

К этому вопросу можно подойти и с другой стороны. Нередко приходится говорить о «типе», свойственном той или другой группе особей, но, конечно, самое понятие типа может быть различно и в него можно вкладывать довольно различное содержание.—Прежде всего можно говорить о чисто внешнем сходстве отдельных особей друг с другом, которые и представляют собою один тип, как более или менее однотипны все люди, все англичане, все лошади и все кролики или одна определенная порода этих животных и пр. Такой тип, однородный лишь по своей внешности, Поганнсен предложил назвать *фенотином* (кажущимся типом).

Противоположностью фенотипа является тип, однородный не только внешне, но и внутренне, т. е. в смысле своего происхождения и на-

¹⁾ «Гомозиготна» на языке современного учения о наследственности

Изменч. и методы ее изуч.

следственного состава или в смысле обладания одинаковыми наследственными зачатками (*генами* на языке современного учения о наследственности). Такой тип, однородный не только внешне, но и внутренне, Иоганнсен называет *генотипом*, при чем совершенно ясно, что это понятие по своему содержанию гораздо уже понятия фенотипа, так как в состав одного и того же фенотипа входят нередко очень различные генотипы. Так, «белая курица» есть тип, вполне однородный по своей внешности, т. е. фенотип, но генотипическая структура белых кур может быть самой различной и с точки зрения наследственного состава здесь может быть довольно много различных генотипов. Точно так же белые мыши, кролики, которые, как установлено теперь, могут происходить от серых, черных, желтых и еще иначе окрашенных форм, представляют собою ряд различных генотипов, между тем по внешности последние неразличимы и сливаются в один фенотип ¹⁾.

Что же представляют из себя все те многочисленные популяции, с которыми мы до сих пор только и имели дело? Конечно, это все были типы, однородные лишь по внешности, т. е. фенотипы, а об их генотипической однородности нам ничего неизвестно. Впрочем, состав популяции из одного только генотипа — вещь, крайне мало вероятная: напротив, почти всегда их бывает смешано при этом несколько и вообще на понятия популяции и фенотипа нужно смотреть, почти как на синонимы. Напротив, чистая линия по самому определению этого понятия представляет собою группу особей, однородных не только внешне, но и внутренне, т. е. генотипически. Таким образом, чистая линия и генотип также являются понятиями, более или менее совпадающими друг с другом ²⁾.

Переходя к упомянутому выше исследованию Иоганнсена о наследственности в популяциях и чистых линиях, отметим, что его интересовал при этом как раз вопрос о наследственности индивидуальных уклонений, в виду чего он и задался целью проверить знакомый уже нам закон регрессии Гальтона. Необходимость подобной проверки была ясна для Иоганнсена из того, что Гальтон, Пирсон и вообще все биометрики при выводе подобных закономерностей имели дело лишь с популяциями, т. е. с материалом, однородным только по внешности. Однако

¹⁾ См. мою книгу «Наследственность» главы IV и V (Менделизм).

²⁾ Строго говоря, с понятием чистой линии совпадает понятие не генотипа, а *биотипа*, как Иоганнсен предложил называть всех особей, имеющих одинаковый генотипический состав. Многие особи могут быть генотипически однородны в смысле одного свойства и разнородны в смысле других, между тем в пределах одной чистой линии или биотипа не может быть никакой генотипической разнородности. Таким образом, у одной и той же формы может быть столько генотипических различий, сколько у ней может быть различных наследственных зачатков (генов) и столько биотипов, сколько возможно различных комбинаций таких зачатков. Впрочем, строгое логическое различие между понятиями генотипа и биотипа не кажется нам настолько существенным, чтобы стоило особенно проводить его во всех случаях.

возможность состава каждой такой популяции или фенотипа из различных генотипов лишает все эти выводы полной убедительности и только в том случае, если все эти законности подтвердятся на генотически однородном материале, их можно признать окончательно установленными. В виду последнего Ногансен и решил для выяснения вопроса о подборе прибегнуть к работе с потомством одного единственного самооплодотворяющегося растения, т. е. изучить все эти вопросы на чистых линиях.

Таким образом, метод исследования у Ногансена носит уже иной характер, чем это было раньше, и случайное собирание материала, имевшее место у Гальтона и вообще у биометриков, заменяется у него постоянным анализом особенностей тех форм, которые становятся объектом исследования, т. е. центр тяжести переносится с массы особей на отдельную особь. Как отмечает сам Ногансен, при этом им не было создано чего-либо нового, а только применен так называемый *принцип индивидуального испытания потомства*, предложенный давно уже французским садоводом Вильмореном и применявшийся также некоторыми исследователями при изучении сельско-хозяйственных растений. Однако в учении о наследственности и изменчивости этот принцип был применен Ногансеном впервые и сыграл при этом громадную роль для всего дальнейшего развития генетики, почему многие с полным правом говорят не о принципе Вильмореана, как это делает Ногансен, а о принципе Ногансена или о *принципе чистых линий*.

Таким образом, Ногансен поставил себе задачей проверить закон регрессии, пользуясь методами Гальтона и Пирсона, но применяя и принцип индивидуального испытания потомства, т. е. работая с чистыми линиями. Главным объектом этих исследований послужила обыкновенная фасоль (*Phaseolus vulgaris*), при чем изучались большей частью особенности ее семян—их вес, относительная ширина и проч.

При этом оказалось, что в пределах вида «фасоль» содержится довольно много различных чистых линий, вариационные ряды которых и их средняя величина по отношению хотя бы к весу семян (или любому другому признаку) заметно отличаются друг от друга. Это выступает вполне наглядно при индивидуальном испытании потомства различных экземпляров этого растения, т. е. если мы высеем семена каждого растения отдельно и затем установим вариационные ряды для полученных с них семян также отдельно. Приведем здесь прежде всего таблицу той изменчивости веса семян в отдельных чистых линиях фасоли, которая наблюдалась в опытах Ногансена в 1902 году (жирным шрифтом в ней обозначены особи наиболее близкие к средней величине каждой линии), а также рисунок из позднейшей работы этого исследователя (24), еще более наглядно изображающий отношения отдельных линий друг к другу и ко всей популяции (рис. 31).

ТАБЛИЦА

веса семян в чистых линиях фасоли в 1902 году по Ногансену.

Стр.	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	Σ
Линия А .	—	—	—	—	—	2	5	9	14	21	22	24	23	17	6	2	—	145
В .	—	—	—	1	6	19	32	66	88	100	90	50	19	1	3	—	—	175
С .	—	—	—	—	5	14	50	76	58	44	29	5	1	—	—	—	—	282
Д .	—	—	—	5	2	9	21	38	68	77	62	22	3	—	—	—	—	307
Е .	—	—	—	4	1	12	29	62	65	57	19	6	—	—	—	—	—	255
Ф .	—	—	—	2	8	21	46	74	46	28	14	1	1	—	—	—	—	241
Г .	—	—	3	9	28	51	111	174	101	44	6	—	1	5	—	—	—	533
Н .	—	—	1	6	20	60	106	114	75	33	3	—	—	—	—	—	—	418
И .	—	1	2	14	38	104	172	179	140	53	9	—	—	—	—	—	—	712
К .	—	—	1	2	6	31	55	55	28	6	4	—	—	—	—	—	—	188
Л .	—	—	1	5	15	37	88	76	33	13	4	1	—	—	—	—	—	273
М .	—	—	4	9	26	56	82	76	32	9	1	—	—	—	—	—	—	295
Н .	1	3	11	22	29	72	120	69	23	5	2	—	—	—	—	—	—	357
О .	4	4	5	19	69	69	41	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	219
Р .	—	—	—	3	1	18	35	27	13	3	4	2	—	—	—	—	—	106
Q .	—	—	1	2	7	16	44	93	80	52	10	—	—	—	—	—	—	305
Р .	—	—	—	2	3	12	17	27	19	3	—	—	—	—	—	—	—	83
С .	—	—	1	2	3	8	27	47	37	30	—	—	—	—	—	—	—	159
Т .	—	—	—	—	1	6	20	37	39	30	8	—	—	—	—	—	—	141
Весь мате- риал . .	5	8	30	107	263	608	1068	1278	977	622	306	135	52	24	9	2	—	5194

Получающаяся из рассмотрения данной таблицы, а также рисунка картина не представляет для нас чего-либо нового: мы видим здесь типичный пример той трансгрессивной изменчивости, явления которой уже были разобраны нами выше, в начале главы IV. Там было отмечено,



Рис 31. Чистые линии С, Д, Е и потомки (А — Е). — По

Все материнских се-
Средний вес потом-
Число потомков . .

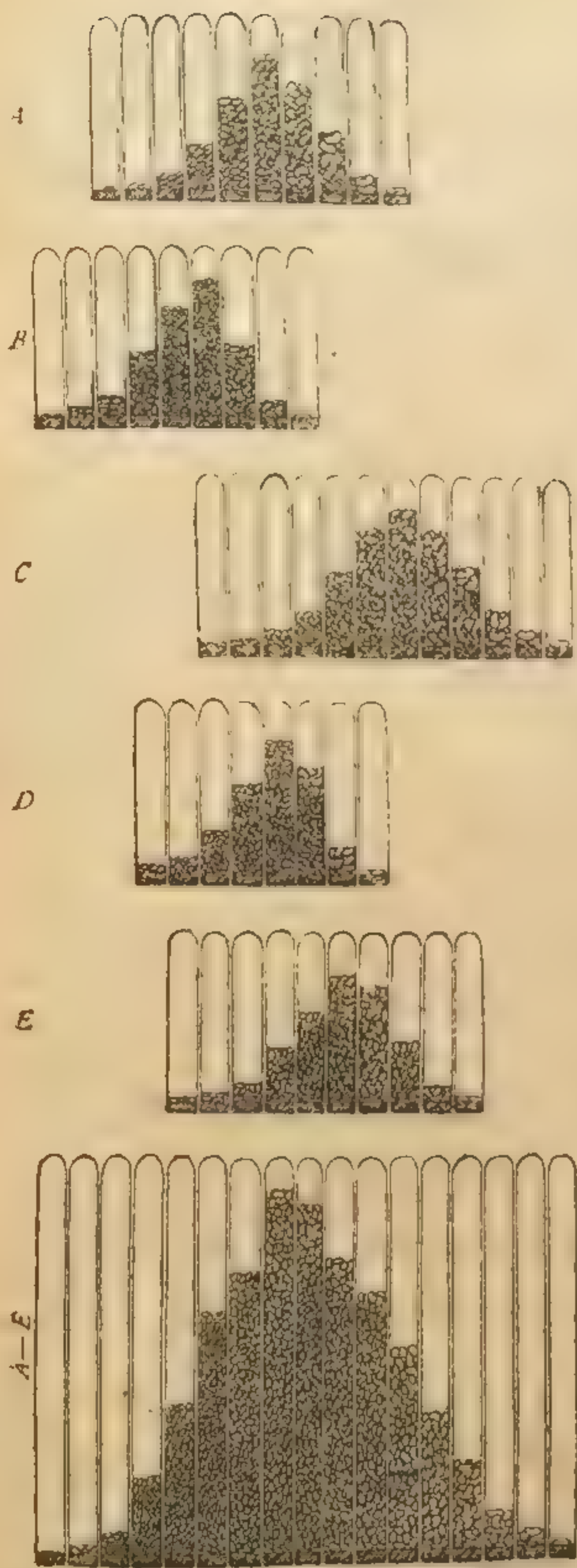


Рис. 31. Чистые линии фасоли—А, В, С, D, E — и популяция из них (А — E). — По Иоганнсену.

что трансгрессивная изменчивость имеет большею частью место при сравнении друг с другом особей, относящихся к низшим систематическим единицам: подвидам, разновидностям, породам; то же самое приходится повторить и про чистые линии, хотя это понятие носит уже не систематический, а чисто генетический характер. Смешение отдельных чистых линий в общую популяцию совершается столь тесно (см. рис. 31), что только путем эксперимента, т. е. путем индивидуального испытания потомства, можно установить самый факт их существования. Конечно, таковы же должны быть отношения и у всех других организмов, что, как мы дальше увидим, вполне подтвердилось впоследствии.

Переходя к опытам подбора, произведенным Иоганнсеном, остановимся прежде всего на том из них, который касается всей популяции в ее целом. Этот опыт относится как раз к тем семенам, которые были получены в 1902 году и фигурируют в нашей таблице. Если оставить в стороне принадлежность их к отдельным чистым линиям, то между величиной этих семян и величиной семян производших их растений наблюдается следующая зависимость:

	20	30	40	50	60	70
Вес материнских семян	44,0	44,3	46,1	49,0	51,9	56,1
Средний вес потомства	180	835	2238	1138	609	494
Число потомков						

вполне ясным, если обратиться к прилагаемой таблице, в которой указан средний вес потомства различных семян в отдельных чистых линиях, при чем дело идет о той же самой популяции 1902 года, к которой относились и все наши предыдущие данные.

ТАБЛИЦА

подбора семян в чистых линиях фасоли по Иогансену.

	Вес материнских семян.						Средний вес в чистых линиях.
	20	30	40	50	60	70	
Средний вес дочерних семян	Линия А	—	—	—	63,1	64,9	64,2
	В	—	—	57,2	54,9	56,5	55,8
	С	—	—	—	56,4	56,6	54,4
	Д	—	—	—	54,2	53,6	56,6
	Е	—	—	52,8	49,2	—	50,2
	Ф	—	48,5	—	47,9	—	48,2
	Г	—	42,1	46,7	46,9	—	46,5
	Н	—	45,2	45,4	46,2	—	45,5
	И	—	47,5	45,0	45,1	45,8	45,4
	К	46,9	—	—	44,6	45,0	45,0
	Л	—	45,9	44,1	41,0	—	44,6
	М	44,0	—	42,4	—	—	42,8
	Х	41,0	40,7	40,8	—	—	40,8
	О	—	35,8	34,8	—	—	35,1
	Р	—	45,4	46,9	—	42,8	45,3
	Q	45,9	—	49,5	—	48,2	49,2
	Р	49,6	—	—	45,1	44,0	45,5
	С	—	49,0	49,1	47,5	—	48,9
	Т	—	53,5	50,8	—	42,5	50,6
Весь материал	44,0	44,3	46,1	49,0	51,9	56,1	47,9

Быть может, однако, этот неожиданный результат носит случайный характер и подбор способен оказать и здесь свое действие, если подвергнуть ему представителей той или иной чистой линии в течение

генотипы, при чем подбор и может выделить из этого смешанного материала той или иной генотип, к чему и сводится всецело все его действие, тогда как по существу индивидуальные отклонения ненаследственны и никакой подбор не может их закрепить.

Возьмем, например, тот случай подбора, который имел место в опытах Иоганнсена, когда дело шло о всей популяции в ее целом. От семян с весом в 60 сгр. получено потомство со средним весом в 51,9 сгр. и от семян с весом в 70 сгр. — потомство со средним весом в 56,1 сгр., т. е. как

будто здесь имеет место заметное возростание средней величины в результате отбора. Однако на самом деле этого, конечно, нет, и при этом просто были выделены, главным образом, чистые линии с более тяжелым средним весом (линии А — Е). То же самое имело место и при получении потомства от семян с весом в 20 и 30 сгр., когда средний вес его упал до 44 сгр.: здесь были просто выделены, главным образом, более легковесные чистые линии (Н — Р). Так же, по мнению Иоганнсена, идет процесс во всех тех случаях, когда наблюдается смешение величины под влиянием подбора и известная регрессия между родителями и потомством.

Можно ли, однако, зная все это, считать закон регрессии Гальтона истинным законом наследственности? Конечно, нет: «закон Гальтона, — говорит Иогансен, — есть отнюдь не биологический закон, а лишь статистическое выражение для того, что наблюдается при работе с нечистым, т. е. с генотипически неоднородным материалом». Благодаря этому и наш взгляд на деятельность подбора должен существенно измениться.

Исследования Иоганнсена над ролью подбора вскоре нашли себе подтверждение благодаря работам целого ряда исследователей у самых различных организмов. Заметим, что в этом отношении последние по способу своего размножения могут быть разделены на три группы. К первой относятся те формы, у которых подобно фасоли возможно самооплодотворение: только у таких организмов и можно говорить,

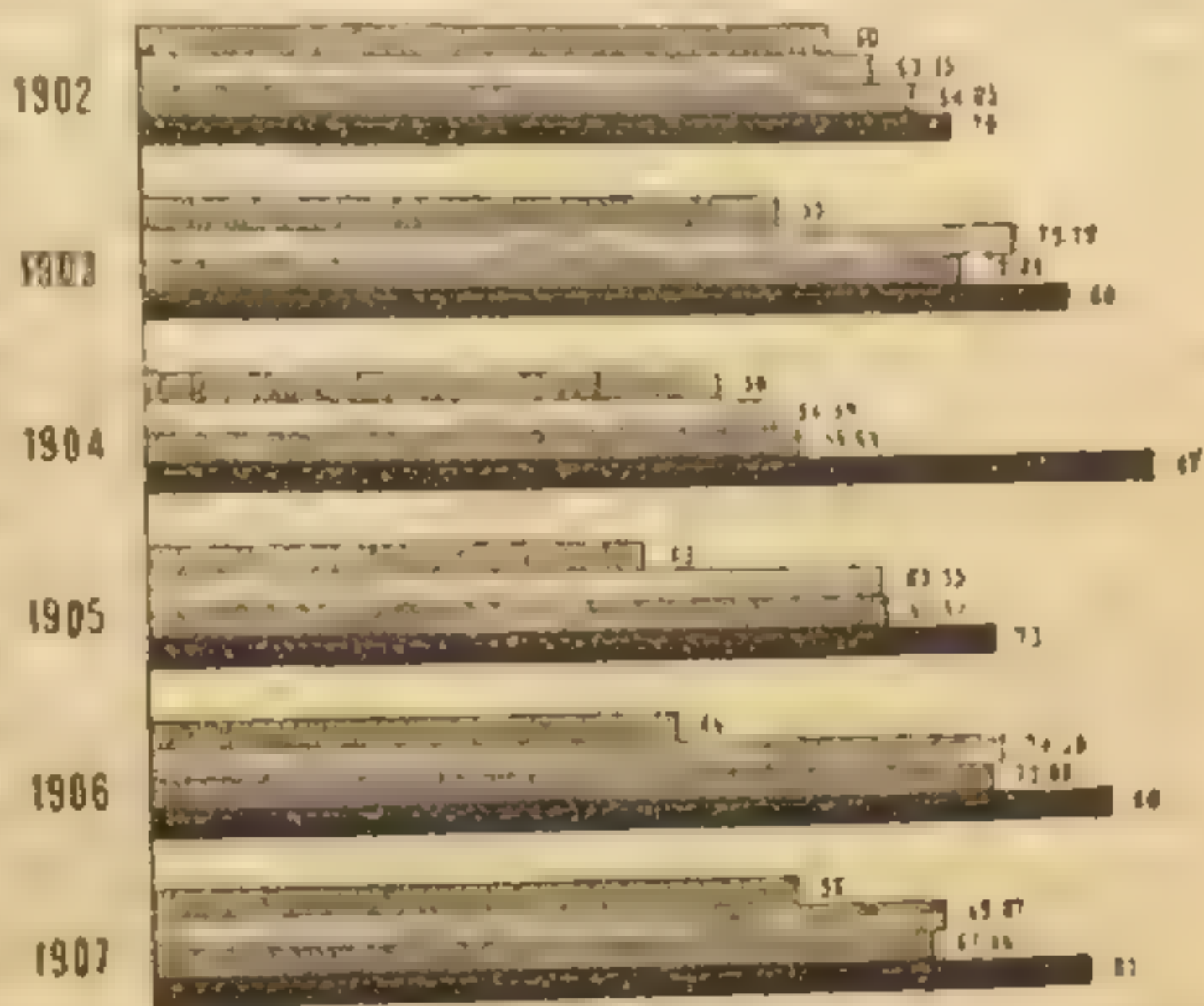


Рис. 33. Подбор в течение 6 поколений в чистой линии А у фасоли: для каждого года графически изображен средний вес наиболее легких семян (сверху) и средний вес их потомства (под ними), средний вес наиболее тяжелых семян (снизу) и средний вес их потомства (над ними). По данным Иоганнсена из Грубера и Рюдина

конечно, о настоящих чистых линиях. Ко второй группе можно отнести все те случаи, когда новый организм берет свое начало тоже от одной единственной формы, но уже не путем самооплодотворения, а при помощи или бесполого размножения или партеногенеза. Шулл (41) предложил называть в этих случаях потомство одной особи, возникающее таким путем, уже не чистой линией, а *клоной* (от греческого слова κλών — ветвь). Наконец, и у высших животных, а также у всех других форм, где при размножении обязательно перекрестное оплодотворение одной особи другой, все же возможно получить нечто аналогичное чистым линиям, если мы в каждом поколении будем спаривать брата с сестрой, чтобы избежать внесения посторонних элементов. Пирль (32) ввел для подобных случаев термин *кровная линия* (blood line), который аналогичен понятиям клоны и чистой линии при других способах размножения.

Самооплодотворение представляет собою чрезвычайно большую редкость в животном царстве, почему и чистые линии изучались пока только у растений. Выше уже отмечалось, что принцип индивидуального испытания потомства был известен еще до Поганнсена многим сельским хозяевам и садоводам и применялся, например, на шведской опытной сельско-хозяйственной станции в Свалефе и в других таких же учреждениях. Вот почему среди сельских хозяев и ботаников идеи Поганнсена встретили самый широкий отклик и сочувствие и очень скоро нашли полное подтверждение. Мы не будем останавливаться здесь на этом более подробно, отметим лишь, что существование таких же линий, как у фасоли, подтвердилось почти у всех сельско-хозяйственных растений, при чем подбор, которым было сравнительно легко изменить свойства популяции, не оказывал и здесь никакого влияния на чистые линии. Особенно много данных этого рода относительно самых различных сельско-хозяйственных растений можно найти в одной из последних работ Фрувирта (11), опыты которого Баур считает «лучшими и самыми подробными из всех работ этого рода».

Клоны, в противоположность чистым линиям, наблюдались и изучались, главным образом, в животном царстве, хотя случаи этого рода известны и у растений, размножающихся, главным образом, бесполом путем, как картофель [Ист (9)], лук [Фоглер (44)], ряска [Мендиола (28)] и другие. Опыты подбора в клонах этих растений не дали также никакого положительного результата.

То же самое приходится повторить и про клоны некоторых животных, при чем наиболее ярким примером этого рода является исследование Дженнингса над обыкновеннейшей инфузорией *Paramecium* (18, 19). Изучив отношения у последней, Дженнингс убедился, что и здесь, если иметь в виду только величину и отчасти форму тела, приходится различать ряд самостоятельных клонов, отличающихся лишь по своей средней величине, но заходящих границами друг за друга совер-

...а 1,5 же. Баз. ...
...на рис. 33, и ...
...изменить в опытах ...
...это место и в ...
...остан популяции из ...
...на характер ...
...животных.

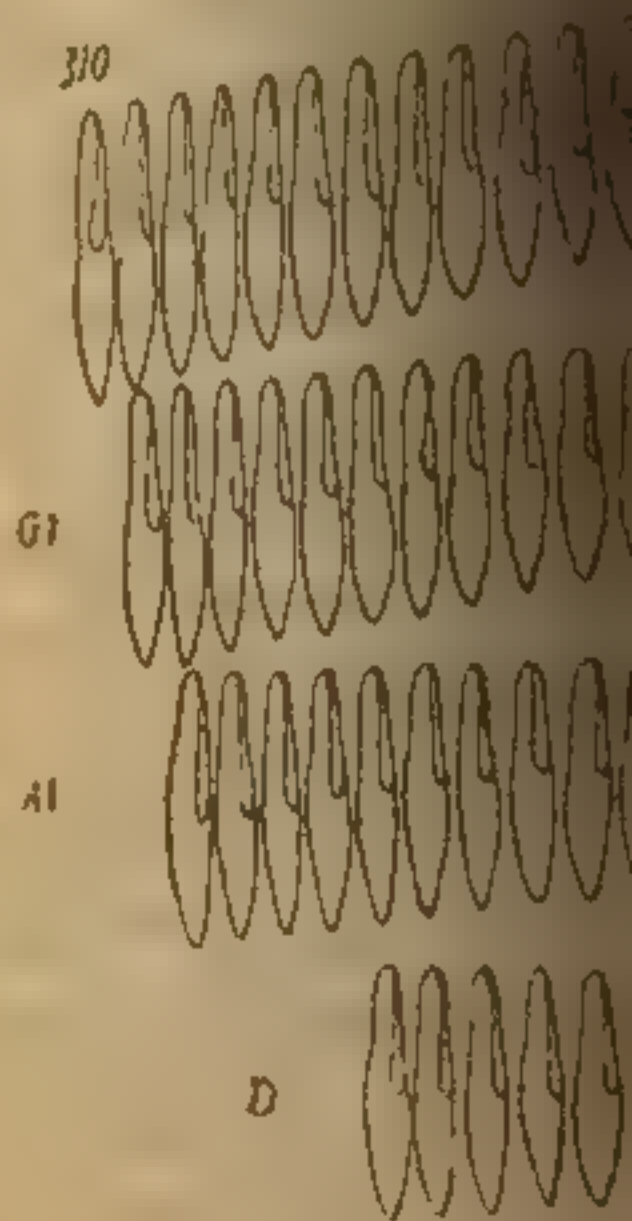


Рис. 33. Клоны у ...
среднюю величину ...
той кло ...
По

...рождение ...
...наде ...
...е же ...
...инга н ...
...измен ...
...ультат

шенно так же, как это имеет место у фасоли и вообще бывает при трансгрессивной изменчивости. Несколько таких клон парамении изображено на рис. 33, и подбор крайних членов каждого ряда совершенно не мог изменить в опытах Дженнингса общего характера последнего, как это имело место и в опытах Поганисена.

Состав популяции из отдельных клон и неспособность подбора изменить их характер были констатированы и у некоторых из тех многоклеточных животных, у которых имеет место или бесполое раз-

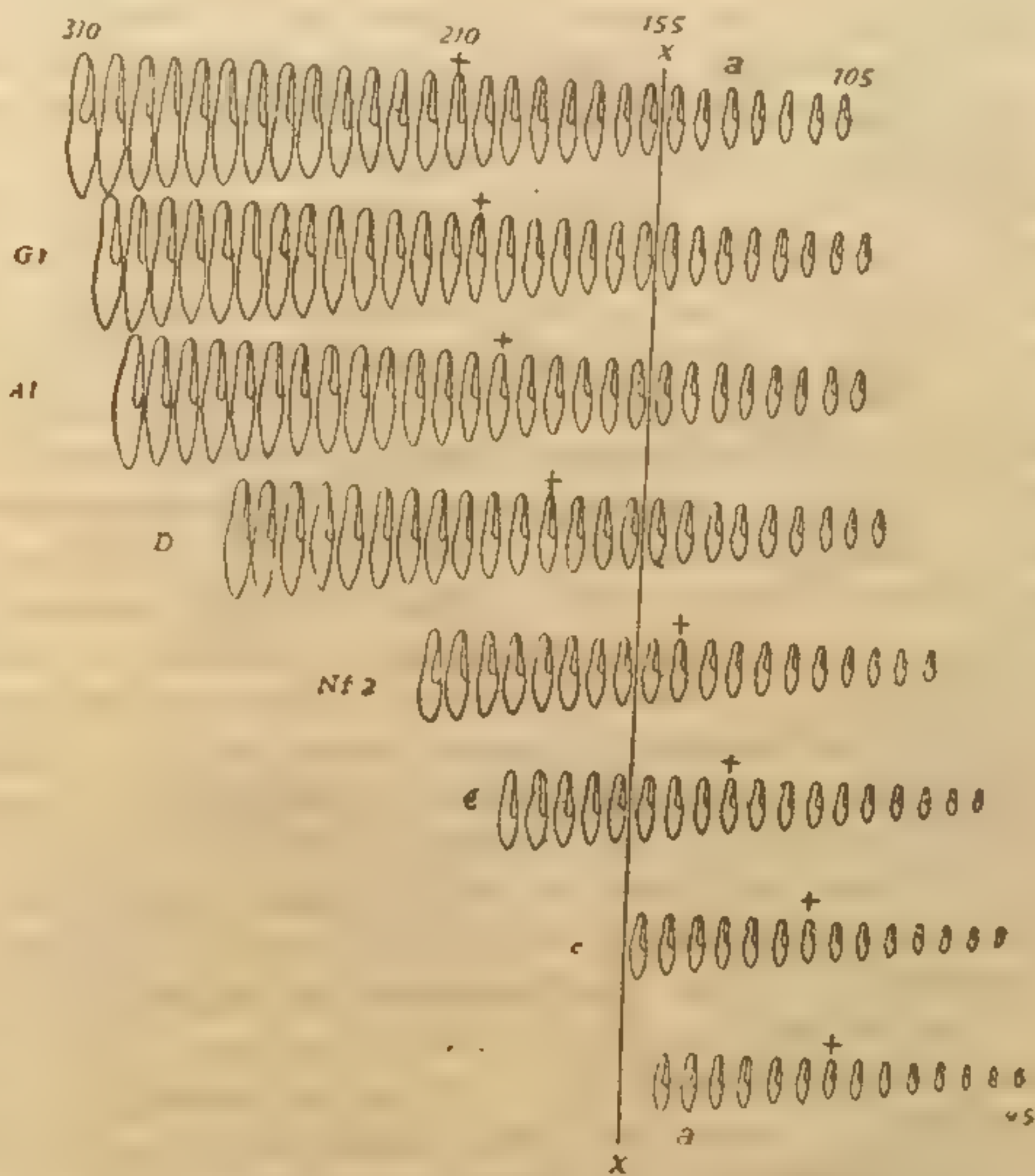


Рис. 33. Клоны у инфузории *Paramecium*: линия XX обозначает среднюю величину всей популяции, знак + среднюю величину каждой клоны, цифры—величину в микронах. По Дженнингсу из Гольдшмидта.

множение или партеногенез. Сюда относятся опыты подбора числа щупалец у гидры, производившиеся Ганель (16) и Лэшли (25), такие же опыты Вольтерека с дафниями (46) и, наконец, исследования Юнга над тлей *Aphis avenae*, в клонах которой подбор, направленный на изменение некоторых отношений в усиках, также не дал никакого результата (10).

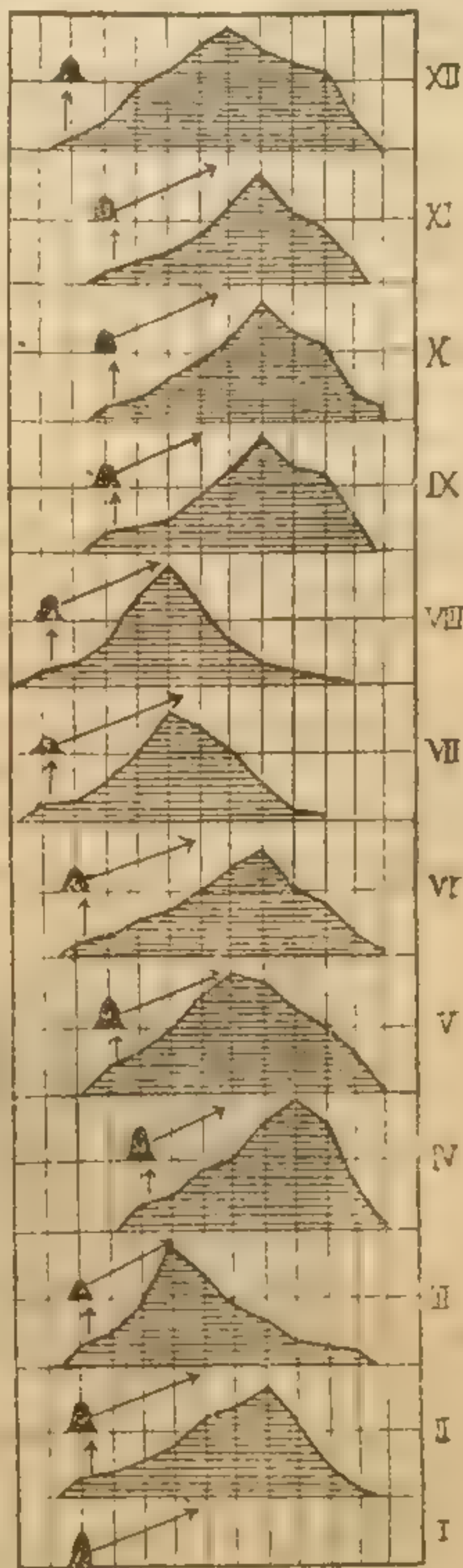
Переходя к подобного рода опытам над теми животными, которые размножаются исключительно половым путем, так что у них приходится говорить уже о *кровных линиях*, мы начнем с опытов Тоуэра (43) над упоминавшимся выше колорадским картофельным жуком *Leptinotarsa decemlineata* (рис. 14). Пока в этих опытах пришлось иметь дело со смешанным и генотипически разнородным материалом, т. е. с популяциями, подбор оказывал свое действие, и Тоуэру удалось, например, путем подбора выделить более светлую и более темную расу. Однако, когда подобные элементарные расы или кровные линии, как мы можем теперь сказать, были выделены, подбор уже не оказывал никакого действия и, например, от особей с более сильным развитием темных пятен на переднеспинке в течение 12 поколений получались особи с самым различным развитием данной особенности (рис. 34).

Опыты подбора были произведены недавно и еще над одним насекомым, именно над американской плодовой мухой *Drosophila melanogaster* (см. дальше рис. 49). Мэк Довелль (26) пытался увеличить путем подбора число добавочных щетинок на груди, что и удалось ему в течение первых поколений, пока не были выделены из общей популяции те генотипы или кровные линии, которые вообще характеризуются большим числом этих образований. Однако, после этого (первоначально с 7 до 11, а затем еще в течение 38 поколений) подбор не оказывал уже никакого действия, и число добавочных щетинок более не увеличивалось. Сходные результаты у того же насекомого были получены в последнее время и некоторыми другими исследователями—Стертевантом (42) и Пайном (30).

Наконец, нельзя не отметить опытов Пирля с подбором по отношению к числу откладываемых яиц у кур (32, 34). «Носкость» кур он определяет числом яиц, продуцируемых в течение всего года или в течение лишь зимних месяцев (с ноября по март). Путем подбора ему удалось выделить среди тех пород, с которыми он имел дело, несколько кровных линий, довольно различных в этом отношении: у наиболее продуктивных число зимних яиц в среднем превышало 40, у наименее продуктивных было близко к 20 или даже ниже этого числа. В дальнейшем, однако, подбор не мог уже изменить среднего характера таких линий, которые продолжали оставаться постоянными в течение тех 17 лет, во время которых Пирль вел эти опыты.

Казалось бы, на основании всех этих данных вопрос о действии подбора можно считать окончательно решенным в том смысле, как это высказал впервые Йогансен. Однако против взглядов последнего раздаются до сих пор голоса, и на некоторых из подобных исследований мы должны здесь остановиться.

Основной предпосылкой для сторонников идеи о возможности путем подбора закреплять отклонения от средней величины является мысль об изменчивости не только внешних особенностей организма, но и тех внутренних зачатков, генов. на языке современного учения о наследственности, которые вызывают или определяют собою при развитии появление тех или иных внешних признаков. Большинство современных генетиков считает подобные гены строго постоянными, неспособными к каким бы то ни было изменениям при обычных условиях, так что их можно сравнить в этом отношении даже с атомами. Однако существует и диаметрально противоположный взгляд. Кэстль, например, давно уже отстаивал ту точку зрения, что каждое из внутренних свойств организма само подвержено количественным вариациям, при чем подобные изменения их наследственны, почему подбор в течение ряда поколений может усиливать и ослаблять различные особенности организмов (3, 4). На подобной же точке зрения стоит и другой видный представитель современной генетики Гольдшмидт, который на основании своих обширных исследований над интерсексуальными формами у бабочек пришел к заключению, что гены или наследственные факторы являются скорее всего энзимами или им подобными веществами, отличающимися друг от друга не только с качественной, но и с количественной стороны. Последняя играет, по его мнению, также довольно важную роль, и на это различие в количественной стороне известных наследственных факторов сводимы некоторые сложные случаи наследственности. Отсюда следует вывод об изменчивости генов, что делает возможным и их



Классы окраски 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13

Рис. 34. Опыт подбора в кровной линии *Leptinotarsa decemlineata*, при котором в течение 12 поколений потомство получалось от особей, относившихся ко 2—4 классу окраски, но общий характер кривой оставался одним и тем же. По Тоуэру из Баура.

подбор (14). На основании подобных соображений Гольдшмидт в своей недавно появившейся книге «О количественной основе наследственности и видообразования» (15) поддерживает полностью взгляд на ход эволюции в смысле Дарвина, понимая под этим «изменение видов путем подбора количественных флюктуаций наследственных факторов».

Тем не менее всё это — лишь общие, хотя и очень остроумные соображения. Об истинной природе наших гипотетических носителей наследственности или генов мы знаем мало достоверного, и вопрос о роли подбора могут решить только опыты. Опыты в данном направлении с бабочками не могли быть доведены Гольдшмидтом до конца, Кэстль же имел возможность произвести большое опытное исследование по вопросу о подборе, и его данные представляют чрезвычайно большой интерес.

Главным объектом для опытов в этом направлении Кэстлю послужили пятнистые крысы, о подборе у которых им выпущено совместно с Филлипсом в 1914 году обширное исследование (5), за которым последовал ряд других более мелких сообщений.

Частичный альбинизм или «пегость» у крыс носит очень различный характер, являясь чрезвычайно изменчивым признаком, при чем Кэстль и Филлипс оценивают его по специальной шкале цифрами, исходя в обе стороны от известного среднего развития пятнистости, принимаемого ими за нуль (см. рис. 35).



Рис. 35. Различные степени пятнистости у крыс. — По Кэстлю и Филлипсу.

Опыты подбора с пятнистыми крысами шли в двух направлениях — в сторону подбора наиболее темных и наиболее светлых особей и продолжались в течение более чем 15 поколений. Результаты их выступают вполне ясно из рассмотрения следующей таблицы, которая показывает, каковы были средние величины, а также колебания пятнистости в каждом поколении. Самый факт изменения среднего характера потомства под влиянием подбора крайних членов не вызывает при этом, конечно, никаких сомнений.

Результаты подбора	
Поколение	Среднее развитие
1	+2,51
2	+2,53
3	+2,73
4	+3,01
5	+3,31
6	+3,51
7	+3,53
8	+3,71
9	+3,73
10	+3,75
11	+3,77
12	+4,01
13	+4,03
14	+4,05
15	+4,07
16	+4,09
17	+4,11

Однако, что и...
периментировал...
цвета на этот во...
Кэстль считал их...
учае скрещива...
бридов наблю...
отношения 3 : 1...
между серым и...
лько сильно ва...
еи случае полн...

ТАБЛИЦА

результатов подбора пятнистости у крыс по Кэстлю и Филлипсу.

Поколения.	Среднее родителей.	Среднее потомства.	Крайние колебания у потомства	Среднее родителей.	Среднее потомства.	Крайние колебания у потомства
1 . . .	+ 2,51	+ 2,05	+ 1,00 + 3,00	- 1,46	- 1,00	+ 0,25 - 2,00
2 . . .	+ 2,52	+ 1,92	+ 1,00 + 3,75	- 1,41	- 1,07	+ 0,50 - 2,00
3 . . .	+ 2,73	+ 2,51	+ 0,75 + 4,00	- 1,56	1,18	0 2,00
4 . . .	+ 3,09	+ 2,73	+ 0,75 + 3,75	- 1,69	- 1,28	+ 0,50 - 2,25
5 . . .	+ 3,33	+ 2,90	+ 0,75 + 4,25	- 1,73	- 1,41	0 - 2,50
6 . . .	+ 3,52	+ 3,11	+ 1,50 + 4,50	- 1,86	- 1,56	0 2,50
7 . . .	+ 3,56	+ 3,20	+ 1,50 + 4,75	- 2,01	- 1,73	0 - 2,75
8 . . .	+ 3,75	+ 3,48	+ 1,75 + 4,50	- 2,05	- 1,80	0 - 2,75
9 . . .	+ 3,78	+ 3,54	+ 1,75 + 4,50	- 2,11	- 1,92	- 0,50 - 2,75
10 . . .	+ 3,88	+ 3,73	+ 2,25 + 5,00	- 2,18	- 2,01	- 1,00 - 3,25
11 . . .	+ 3,98	+ 3,78	+ 2,75 + 5,00	- 2,30	- 2,15	- 1,00 - 3,50
12 . . .	+ 4,10	+ 3,92	+ 2,25 + 5,25	- 2,44	- 2,23	1,00 - 3,50
13 . . .	+ 4,13	+ 3,94	+ 2,75 + 5,25	- 2,48	- 2,39	- 1,75 - 3,50
14 . . .	+ 4,14	+ 4,01	+ 2,75 + 5,50	- 2,64	- 2,48	1,00 - 3,50
15 . . .	+ 4,38	+ 4,07	+ 2,50 + 5,50	- 2,65	- 2,54	- 1,75 - 3,50
16 . . .	+ 4,45	+ 4,13	+ 3,25 + 5,87	- 2,79	- 2,63	1,00 - 4,00
17 . . .	+ 4,81	+ 4,48	+ 3,75 + 5,75	- 2,86	- 2,70	1,75 - 4,25
Всего при этом было получено 16.458 потомков исходных форм.				Всего при этом было получено 17.142 потомков исходных форм.		

Однако, что представляют из себя те пятнистые крысы, с которыми экспериментировал Кэстль,—генотип или фенотип? От того или иного ответа на этот вопрос зависит и оценка значения данных опытов. Сам Кэстль считал их только за генотип, ссылаясь при этом на то, что в случае скрещивания пятнистой крысы с серой во втором поколении их гибридов наблюдается расщепление на серых и пятнистых особей в отношении 3:1, и это, по его мнению, показывает, будто все различие между серым цветом и пятнистостью сводится к одному единственному фактору. С этим заключением, однако, ни в каком случае нельзя согласиться. Если, например, скрестить серую мышь

с белой, происходящей от черных, то во втором поколении происходит расщепление на окрашенных и белых мышей в отношении 3:1, но окрашенных мышей наблюдается два сорта—серые и черные—сообразно тем факторам, которые участвовали в данном скрещивании¹⁾. Точно так же, если имеется не один, а много факторов пятнистости (и сообразно с этим много генотипов и много различных кровных линий пятнистых особей), то при скрещивании пятнистой крысы с серой, все равно, должно иметь место расщепление на 3 серых и 1 пятнистую, только в пределах последней группы будут наблюдаться различные степени пятнистости, что, повидимому, нередко и бывает.

В обширной полемике, разыгравшейся по поводу работы Кэстля и Филлипса²⁾, почти все авторы отмечали свою несолидарность с выводами этих исследователей, при чем Мак Довеллем (27) было определенно показано, что в этом случае играют роль, повидимому, так называемые однозначные факторы, т. е. пятнистые крысы представляют собою обыкновенную популяцию, состоящую из многих генотипов. Если же это, действительно, так, то результаты, полученные Кэстлем и его сотрудниками, вполне гармонируют с тем, что было изложено выше, и отнюдь не колеблют учения Ногансена о чистых линиях и подборе.

Недавно появилось новое издание известной книги Баура о наследственности (2), в которой автор на основании своих, к сожалению, не законченных опытов подтверждает состав популяции пятнистых крыс из различных наследственных типов. Последние связаны и здесь трансгрессивной изменчивостью, т. е. одна подобная кровная линия варьирует, например, если пользоваться обозначениями Кэстля, от $-2\frac{1}{2}$ до -1 , другая от -1 до $+\frac{1}{2}$, третья от $+\frac{1}{2}$ до $+4$ и т. д. Словом, здесь имеется, повидимому, полная аналогия с тем, что было установлено выше для фасоли.

Совсем недавно с этим взглядом должен был согласиться и Кэстль. Опыты скрещивания крыс, пятнистость которых, казалось, была усилена или ослаблена действием подбора, с одноцветными формами, убедили, наконец, и его, что здесь, действительно, приходится признать наличие целого ряда факторов пятнистости, т. е. что никакого усиления или ослабления деятельности одного гена от подбора не происходит. Еще в 1916 году в первом издании своей «Генетики и евгеники» (6) он писал, что опыты с пятнистыми крысами окончательно указывают возможность количественного изменения единственного гена под влиянием подбора, чем доказывается и роль последнего в деле возникновения новых форм. В новом издании той же книги Кэстля, которое появилось в 1920 году, мы читаем вместо этого следующее: «Этот результат по-

¹⁾ См. мою книгу «Наследственность», глав IV, где разбирается этот пример, и главу V, в которой имеется ряд подобных же примеров наследования окраски.

²⁾ См., главным образом, последние томы журнала «American Naturalist».

казывает окончательно, что изменений в гене пятнистости не происходит... Другие случаи постепенных изменений в каком либо наследственном факторе благодаря подбору могут быть истолкованы подобным же образом. Мы принуждены заключить, что факторы или гены являются очень постоянными и в случае изменений в результате гибридизации или подбора эти изменения происходят в общем комплексе наследственных факторов, а не в отдельных генах».

Мы остановились здесь более подробно на этих исследованиях Кэстля в виду того, что они являются крайне поучительными и наглядно показывают, насколько данные экспериментального исследования важнее общих и по необходимости априорных соображений. В то же время из этого случая наглядно видно, с какой осторожностью нужно относиться ко всем данным относительно положительного действия подбора в случае индивидуальных уклонений.

Подобного рода данные имеются и до сих пор в литературе. Среди них мы отметим здесь прежде всего две работы над простейшими, принадлежащие Дженнингсу и его ученику Миддлетону, в которых описывается положительное действие подбора в потомстве одной единственной особи, размножающейся бесполом путем, т. е. в том, что выше было названо клонами. Миддлетон (29) наблюдал это у инфузории *Stylonichia pustulata* по отношению к чисто физиологическому признаку, именно к скорости деления. Путем подбора в течение более чем 150 поколений он вызвал появление двух сортов особей, различных в этом отношении. Дженнингс (20) наблюдал в клонах корненожки *Diffugia* согопа вариации в величине и числе шипов на раковине, а также вариации в некоторых других особенностях, которые оказались наследственными и были закреплены подбором. Вслед за Дженнингсом такие же результаты были получены за последние годы у некоторых корненожек и другими авторами: Рутон у *Centropyxis aculeata* (40), Гегнером у *Arcella dentata* (17). То же самое наблюдалось Бапта у дафний (1) и Зелени (47) у *Drosophila melanogaster*.

Общей особенностью всех этих положительных опытов подбора является то, что подбор оказывал свое действие отнюдь не у всех, а только у некоторых «благоприятных» клон, при чем даже у них периоды деятельного закрепления изменения подбором чередовались с периодами его полной бездеятельности. Последняя по времени появления (1922 г.) работа Зелени вполне ясно устанавливает, отчего это происходит и в чем тут собственно дело.

Зелени экспериментировал с особой расой мушки *Drosophila melanogaster*, отличавшейся лептовидной формой глаза (так называемая «bag»), при чем число фасеток в подобных глазах является всегда сильно уменьшенным. Путем подбора он получил из этой расы и формы с нормальными глазами и формы с еще более редуцированным числом фасеток («ultra bag»), но в основе подобных изменений несомненно

лежала не накапливающая роль подбора, как такового, а имеющие очень часто место у *Drosophila melanogaster* внезапные изменения генотипической структуры или мутации, о которых мы подробно будем говорить в следующей главе. Особенно это становится ясно, если проследить ход изменений в сторону ли нормальных глаз или в сторону «ultra bag» по поколениям. Например, во втором случае в течение первых трех поколений при подборе замечалось уменьшение числа фасеток, так как перед этим, очевидно, в данном направлении произошло мутационное изменение, возник новый генотип, который подбором и выделялся. С четвертого по двенадцатое поколение подбор не давал уже никакого результата, но в течение трех следующих поколений он снова уменьшил число фасеток в глазу (произошла новая мутация). Затем вплоть до 42-го поколения среднее число фасеток, несмотря на подбор, оставалось тем же самым.

Едва ли можно сомневаться, что таким же путем объясняются положительные результаты подбора у дафний и корвеножек, т. е. что и у них подбор лишь выделял и закреплял результаты происходившей независимо от него мутационной изменчивости. По крайней мере и Джеффингс в своей самой последней статье (21) отмечает, что хотя генотипическая структура весьма стойка у большинства организмов, но у некоторых преимущественно низших форм она изменяется несколько чаще, и тогда, конечно, деятельность подбора становится более заметной. Таким образом, несмотря на как бы противоречащие этому исследования последних лет, у нас нет решительно никаких данных изменять тот взгляд на деятельность подбора, который установлен Поганисеном.

Подбор безусловно играет большую роль, покуда дело идет о смешанном, генотипически неоднородном материале, т. е. о популяциях. Так как чистые линии, клоны или кровные линии в природе обыкновенно бывают перемешаны друг с другом и сливаются в подобные популяции или фенотипы, то для деятельности подбора открывается широкая арена, при чем многие из соображений Гальтона и Пирсона о регрессии, воспроизводительном отборе и т. п. имеют при этом известное значение. Тем не менее отнюдь нельзя говорить о «всемогуществе естественного подбора», на котором настаивали самые убежденные дарвинисты, а лишь о *сортирующей деятельности подбора*. Как было точно установлено Поганисеном и подтверждено рядом последующих исследователей, *индивидуальные отклонения от средней величины ряда ненаследственны*, почему и *подбор в совершенно чистом, генотипически однородном материале не оказывает никакого действия*. «Различные типы—говорит Поганисен—отнюдь не создаются постепенным действием подбора: они только отыскиваются им и изолируются». — Эти слова наилучшим образом передают современное состояние учения о подборе и в частности его главной проблемы—о наследственности индивидуальных отклонений.

ГЛАВА VI.

Мутации.

Групповая изменчивость.—Теория гетерогенезиса Коржинского.—Мутационная теория де Фриза.—Опыты с *Oenothera lamarckiana*.—Элементарные виды и разновидности, прогрессивные и регрессивные мутации.—Гипотеза периодических мутаций и премутации.—Новые случаи мутационной изменчивости у растений; факториальные мутации; вопрос о прогрессивных и регрессивных мутациях; мутации в чистых линиях; ступенчатые мутации.—Мутации в животном царстве и у микроорганизмов; вопрос о влиянии внешних условий; длительные модификации.

Все случаи изменчивости, с которыми мы до сих пор имели дело, относятся к тому виду ее, который выше (см. стр. 5) был назван нами *индивидуальной изменчивостью*. Громадное большинство их носит при этом количественный или рядовой характер, характеризуясь существованием ряда переходов между крайними формами, которые и образуют в своей совокупности вариационный ряд или кривую. Значительно меньшая часть случаев представляет пример качественной или альтернативной изменчивости, так как подобные изменения среди явлений индивидуальной изменчивости встречаются реже. Все эти случаи индивидуальной изменчивости, как мы видели в предыдущей главе, отличаются своей ненаследственностью, т. е. носят чисто фенотипический характер и стоят в самой тесной зависимости от внешних условий. Из-за последнего свойства, их называют *модификациями* (термин, предложенный еще Нэгели в 60 годах), а, поскольку при этом дело идет о рядовых (не альтернативных) изменениях, и *флюктуациями* (т. е. колеблющимися изменениями—термин де Фриза).

Однако в самом начале первой главы было отмечено, что кроме индивидуальной изменчивости необходимо отличать другой вид ее, именно *групповую изменчивость*, при которой изменения характеризуют отнюдь не отдельную особь, а целую группу их или, как мы можем теперь сказать, целый биотип. К рассмотрению этого вида изменчивости мы и должны теперь обратиться.

Нельзя не отметить прежде всего, что насколько для индивидуальной изменчивости характерен количественный или рядовой характер, настолько при групповой чаще проявляются качественные или альтернативные

изменения, хотя и здесь бывают случаи количественных изменений, с которыми мы встретимся дальше. За исключением этих последних случаев все остальные, будучи качественными, носят тем самым прерывистый характер. Вот почему, особенно прежде, то, что мы называем здесь групповой изменчивостью, называлось нередко *изменчивостью прерывистой*, при которой нет переходов между новым изменением и производшей его формой, тогда как при *изменчивости непрерывной*, иначе—в случае флюктуаций, такие переходы всегда имеются. Однако термины эти не особенно удачны, так как и в случае индивидуальной изменчивости мы не всегда имеем дело с наличием переходов и при групповой изменчивости отнюдь не обязательно отсутствие их, почему терминами этими лучше вообще не пользоваться.

Гораздо важнее для групповой изменчивости другой признак, именно что все случаи этого рода наследственны, т. е. являются изменениями генотипического характера, что и понятно, раз при данном виде изменчивости единицей является не отдельная особь, а целый биотип.

Наконец, явления индивидуальной изменчивости трудно было разбить на какие либо резко различающиеся друг от друга категории и всех их можно объединить в общее понятие *модификаций*. Напротив, групповые изменения бывают двух различных родов: в одних случаях они возникают в результате скрещивания и называются *комбинациями*, в других случаях участие скрещивания можно считать совершенно исключенным, и тогда говорят о *мутациях*.

Мы оставим комбинации пока в стороне и остановимся исключительно на мутациях. Подобные изменения появляются всегда внезапно, как бы путем скачка¹⁾, и затем сохраняют полное постоянство в течение ряда поколений, производя совершенно подобное себе потомство, и это показывает, конечно, что здесь произошло изменение генотипической структуры. В силу этого лучше всего и определять *мутации*, как *внезапные изменения генотипа, происходящие заведомо без участия скрещивания*. Таким образом, если последнее условие приводит резкую грань между мутациями и комбинациями, то от разобранных нами выше модификаций мутации отличаются своей наследственностью.

Случай внезапного появления новых форм, резко отличающихся от своих родителей, были известны уже давно, между прочим и Дарвину, который приводит несколько примеров подобного рода в своей книге о прирученных животных и возделываемых растениях (17). Сюда относятся, например, упоминаемое им внезапное появление двух новых пород овец—каждой от одного единственного ягненка, родившегося со

¹⁾ Вот почему в английской и немецкой литературе мутации иногда обозначаются просто как «скачки» («sports») или «скачкообразные изменения» («springvariationen»).

всеми своими особенностями от обыкновенных родителей и затем передавшего их потомству. Первая порода носит название анконовских и характеризуется короткими кривыми ногами и длинной изогнутой спиной, отчего все животное имеет известное сходство с таксой; родоначальник этой породы родился в 1791 году в Массачузетсе. Вторая порода называется мошановскими овцами и ее представители отличаются чрезвычайно длинной, прямой и шелковистой шерстью; они ведут свое начало от ягненка, родившегося в 1828 году на ферме Мошан во Франции¹⁾. — Дарвин отмечает и некоторые другие случаи внезапного появления новых форм (например, так называемых черноплечих павлинов и т. д.), но в общем все они в силу их сравнительной редкости не привлекали его особенного внимания и он придавал этим «внезапным вариациям» мало значения в процессе эволюции.

Впервые ясно различил эти два вида изменчивости голландский ботаник де-Фриз в своей книге о внутриклеточном пангенезисе²⁾ (82), которая появилась в 1889 году и содержит изложение его умозрительной теории наследственности³⁾. На основании чисто теоретических соображений о гипотетических носителях наследственных свойств или пангенах (их более или менее можно идентифицировать с генами в современном учении о наследственности) де-Фриз приходит к заключению, что изменчивость организмов может быть двух родов: В одном случае пангены сами по себе не изменяются и получается «флюктуирующая» изменчивость, т. е. то, что выше было названо флюктуациями или модификациями. В другом случае мы имеем дело с появлением совершенно новых пангенов, отчего возникает «видообразовательная» изменчивость—иначе говоря то, что было позже названо им мутациями. Эти два вида изменчивости устанавливаются при этом де-Фризом на основании общих соображений, без ссылок на какие-нибудь реальные примеры³⁾.

Сходные мысли о существовании кроме непрерывной еще и прерывистой изменчивости высказал вскоре после де-Фриза Бэтсон в своей книге «Материалы для изучения изменчивости, особенно с точки зрения прерывистости в происхождении видов» (4). Бэтсон собрал в ней обширный ряд примеров из области так называемых меристических вариаций, т. е. таких, где дело идет об увеличении числа каких-либо органов и других образований (хотя бы позвонков, пальцев, зубов и т. п.). Такие изменения могут совершаться, конечно, лишь внезапно

¹⁾ Однако С. Натузиус (65) недавно разобрал все данные, относящиеся к этому случаю, и приходит к заключению, что мошановские овцы возникли скорее всего в результате скрещивания, т. е. являются уже примером не мутации, а комбинации.

²⁾ См. мою книгу «Наследственность», глава I.

³⁾ Де-Фриз приписывает различие этих двух видов изменчивости еще Дарвину, ссылаясь при этом на одно место его книги о прирученных животных и растениях. Однако вскользь высказанная мысль (притом мало гармонирующая с другими идеями того же автора) не составляет еще теории, почему, как нам кажется, гораздо правильнее признать в этом отношении первенство за де-Фризом.

и без каких-либо переходов (5 пальцев—6 пальцев, 12 ребер—13 ребер), т. е. прерывисто. Отсюда приходится сделать вывод, что подобные же различия между видами возникли также этим путем или, как выражается Бэтсон, «прерывистость видов происходит из-за прерывистости изменений».

Однако ни де-Фризом в его книге о пангенезисе, ни Бэтсоном в этой работе не было приведено в пользу существования внезапных и резких отклонений от нормального типа каких-либо вполне конкретных случаев, подтверждающих действительное существование подобного явления: они оба показали лишь возможность и вероятность его. Такое доказательство существования мутаций, как мы их теперь называем, в природе составляет прежде всего заслугу нашего соотечественника С. И. Коржинского, который незадолго до своей безвременной кончины опубликовал работу «Гетерогенезис и эволюция» (45), при чем в ней и было впервые дано строго научное доказательство как самого факта внезапных изменений, так и их широкого распространения у садовых растений. Только выход спустя год после этой работы первого тома обширного труда де Фриза, а главное то обстоятельство, что она появилась первоначально по русски, и могут объяснить, почему на Коржинского смотрят обычно лишь как на предшественника де Фриза в деле создания мутационной теории, тогда как гораздо правильнее считать их обоих независимыми друг от друга творцами ее.

Гетерогенезисом Коржинский называет (пользуясь для этого термином, предложенным задолго до того Кёлликером) явление внезапных отклонений (т. е. мутаций), противопоставляя их индивидуальным отклонениям (т. е. модификациям), которые положил в основу своей теории подбора Дарвин. Убедившись во время своих систематических и фаунистических исследований в непригодности последней для объяснения самого механизма происхождения видов, Коржинский обратился от наблюдений над дикорастущими формами к вопросу о происхождении новых форм в садоводстве и нашел там громадный материал, подтверждающий мысль о широком распространении гетерогенеза или мутаций в природе и о большом значении их для эволюции. Работа Коржинского и посвящена характеристике этого явления на основании тех чрезвычайно многочисленных примеров его, которых он приводит из специальной садоводственной литературы. Отметим прежде всего некоторые из этих случаев.

Сюда относится, во-первых, факт появления особой формы чистотела, которая отличается от обыкновенных экземпляров этого вида (*Chelidonium majus*) своими перистораздельными листьями, а также зубчатыми и надрезными лепестками и носит в силу этого даже особое видовое название—*Ch. laciniatum*. Между тем эта форма, что может считаться вполне точно установленным, впервые появилась в 1590 году в саду аптекаря Шпренгера в Гейдельберге, при чем произошла из

семян обыкновенного чистотела и с тех пор сохраняет свое полное постоянство, что подтверждено целым рядом крупных ботаников¹⁾.

Другой пример подобного же рода — появление в 1761 году в Версали среди многих сеянцев обыкновенной земляники (*Fragaria vesca*) одного, имевшего вместо тройчатых листьев обыкновенной формы листья цельные и простые яйцевидной формы, при чем эта вновь возникшая раса сохранилась и до сих пор и известна под названием *Fragaria monophylla*. Столь же внезапно появились у ботаника Годрона в середине прошлого столетия новые резко отличающиеся от типичных формы у представителей родов *Ranunculus*, *Datura*, *Corydalis*. Сюда же относятся многочисленные случаи возникновения махровых форм у очень многих садовых растений (петуний, левкоев и пр.) и т. д.

Не ограничиваясь рядом подобных примеров, Коржинский на основании данных, собранных им в садоводственной литературе, дает полный обзор всех изменений, которые когда-либо возникали путем внезапных отклонений, при чем получается чрезвычайно широкая картина, охватывающая все органы и функции растений. — Сюда относятся прежде всего внезапные изменения роста, т. е. появление или карликовых или гигантских форм, известных у многих садовых растений, некоторые изменения в стебле, как хотя бы внезапное исчезновение колючек (у акации, крыжовника), изменения в характере кроны — например; появление «плакучих» и «пирамидальных» форм у многих деревьев (напомним про общеизвестный пирамидальный тополь, возникший, повидному, мутационным путем от обыкновенного осокора). Столь же резкие и внезапные изменения известны затем в листьях многих растений, примеры чего мы видели уже выше у земляники и чистотела; при этом подобным образом может изменяться не только форма листьев, но и их окраска (так называемые «пестролистные» формы у многих растений). Еще больше случаев внезапного изменения окраски известно у цветов, при чем подобные формы с иначе окрашенными, чем обыкновенно, (прежде всего белыми) цветами возникают обыкновенно очень быстро, уже в первые годы по введении в культуру данного растения.

Разобрав целый ряд таких и других подобных же им примеров, Коржинский приходит к заключению, что данное явление резко отличается как от индивидуальных уклонений, так и от образования помесей: «индивидуальные вариации, говорит он, заключаются в пределах типа, гетерогенные же выходят из этих пределов и составляют нарушение типа» и далее: «чтобы наблюдать явление гетерогенеза,

¹⁾ В последнее время, впрочем, был высказан и другой взгляд, именно, что *Chelidonium laciniatum* — форма приспособления, лишь относительно наследственная и возвращающаяся при нормальных условиях к типу *Ch. majus* [Фридман (25)]. Вот почему вопрос этот требует перенесения.

необходимо искать его при условиях, устраняющих возможность гибридизации». В заключение он отмечает несколько особенностей, общих для всех мутаций или, как он их называет, гетерогенных вариаций, почему и нам следует их здесь отметить.

Такой первой особенностью этого явления следует считать то, что, как было отмечено уже выше, подобные отклонения передают свои признаки по наследству потомству, что, как мы знаем теперь, резко отличает их от модификаций. Затем (в отличие опять-таки от последних) появление новых гетерогенных вариаций или мутаций отнюдь не кроется в каких-либо внешних условиях, а зависит от неизвестных ближе внутренних причин—скорее всего от каких-то внутренних изменений яйцевой клетки. Внешние условия и в частности обильное питание, по мнению Коржинского, играет роль не более как предрасполагающего элемента. Наконец, новое внезапное изменение, или мутация, появляется обыкновенно в одном единственном экземпляре.

С точки зрения вероятного происхождения каждого вида, т.-е. характера его предполагаемых предков, все изменения можно разделить на регрессивные; т. е. представляющие возврат к типу предков, безразличные и, наконец, прогрессивные. Например, образование колечек у растений, как известное усложнение их организации, может считаться за прогресс, исчезновение же их за регресс, тогда как образование пирамидальной кроны будет безразличным изменением и т. д. Оценивая в этом отношении все известные ему случаи гетерогенеза, Коржинский приходит к заключению, что этим путем происходят и регрессивные и прогрессивные изменения, однако регрессивных изменений известно больше, при чем они носят гораздо более сильный характер, тогда как в тех случаях, когда можно говорить о новом прогрессивном изменении, оно обыкновенно бывает очень невелико.

Мы так подробно остановились здесь на взглядах Коржинского отчасти из за того, чтобы показать, что его, действительно, можно считать создателем теории мутаций наравне с де Фризом, к исследованиям которого мы сейчас перейдем, так как почти все то, что нам теперь известно об этом явлении, уже было ясно намечено в работе Коржинского. Единственный недостаток последней заключался в том, что он имел дело подобно Дарвину, главным образом, с литературным материалом, за полную достоверность которого отнюдь нельзя поручиться. Всякое собственное наблюдение и особенно эксперимент гораздо убедительнее в этом отношении, и вот почему главная слава создания теории мутаций выпала на долю де Фриза, который установил наличность последних чисто опытным путем, после того как он пришел к убеждению в существовании этого вида изменчивости на основании чисто априорных соображений. Его опыты в этом направлении и вытекающие из них выводы были опубликованы им впервые в обширном труде: «Мутационная теория—опыты и наблюдения над происхожде-

нием видов в растительном царстве», первый том которого вышел в 1900, а второй в 1903 году (83).

Как мы видели выше, к убеждению в существовании двух видов изменчивости де Фриз пришел еще в восьмидесятых годах. Признание внезапной, видообразовательной или, как он позже назвал ее, мутационной изменчивости явилось результатом его убеждения о составе каждого организма из резко обособленных друг от друга наследственных свойств. «Под именем мутационной теории,—говорит он во введении к своей книге,—я понимаю положение, что особенности организмов обуславливаются резко отличающимися друг от друга единицами. Переходы, столь часто наблюдающиеся во внешних формах животных и растений, столь же мало возможны между этими единицами, как между молекулами в химии»¹⁾. А раз это так, то рядом с индивидуальной изменчивостью, при которой состав организма из свойств остается неизменным, возможен и другой тип изменений, совершающихся, конечно, уже внезапно, без всяких переходов: в одних случаях при этом к старым прибавляется новое свойство, в других исчезает одно из прежних свойств. Подобные изменения де Фриз и назвал *мутациями*, различая среди них прежде всего два вида: *прогрессивные*, связанные с появлением нового свойства, и *регрессивные* или *ретрогрессивные*, возникающие благодаря утере одного из старых.

Таким образом, оставалось лишь найти подходящий объект, на котором можно было бы ближе изучить данное явление, в виду чего де Фриз, начиная с 1886 года, принялся за поиски мутаций у различных растений. Довольно скоро они увенчались успехом, и ему удалось напасть на растение, у которого эта способность была очень сильно выражена, при чем такой формой оказалась завезенная в Европу из Северной Америки энотера Ламарка (*Oenothera Lamarckiana*) из семейства онагриковых (см. рис. 36).

Это растение было найдено им в большом количестве экземпляров на заброшенном картофельном поле близ Амстердама, при чем здесь же кроме типичных *Oenothera Lamarckiana* попадались экземпляры, довольно заметно отличавшиеся от них и признанные де Фризом за самостоятельные виды. Один из них отличался очень коротким пестиком и был назван *Oen. brevistylis*, другой гладкими листьями и некоторыми другими особенностями и получил название *Oen. laevifolia*. Вся обстановка, в которой они были найдены, говорила за то, что данные подвиды, повидимому, недавно обособились от материнского вида — *Oen. Lamarckiana*.

В 1886 году де Фриз посадил в своем опытном саду 9 экземпляров последнего растения, которые на следующий год дали семена, а

¹⁾ В этом состоит сущность учения о свойствах, лежащего в основе наших современных представлений о наследственности. См. мою книгу «Наследственность» — главу V.

в 1888/89 году из них было получено уже новое поколение потомков. Среди последнего громадное количество особей были совершенно нормальными энотерами, 10 же экземпляров (что составило только 0,07% общего числа особей—см. таблицу на странице 157) резко отличались от них. Половина этих особей имела вид, изображенный на нашем рис. 37 (В и С), т. е. это были карликовые растения, дости-



Рис. 36. *Oenothera Lamarckiana*.
По де Фризу из Гольдшмидта



Рис. 37. Мутанты энотеры: А—*Oen. rubrinervis*, В и С—*Oen. panella*.
По де Фризу из Гольдшмидта.

гавшие всего одной четверти роста материнского растения, но имевшие цветы той же величины, как и последние. Де Фриз назвал эту форму карликовой энотерой—*Oen. panella*. Другая половина подобных аберрантных экземпляров отличалась от нормальных энотер другими особенностями: прежде всего своими широкими листьями (откуда название *Oen. lata* - - см. рис. 38), главное же присутствием лишь женских пестичных цветов вместо обоеполых, которые свойственны всем другим энотерам. Дальнейшие опыты показали, что обе эти формы передают

Второе поко-
в 1890-91 году:
мальный для *Oen.*
(на 10000) были

свои особенности потомкам и остаются более или менее постоянными в следующих поколениях, т. е. что мы имеем здесь дело с несомненным случаем внезапного появления новых форм или с мутациями.



Рис. 38. Мутант энотеры.—*Oen. lara*.
По де Фризу из Лотен.

Второе поколение 9 первоначально взятых энотер было получено в 1890/91 году: здесь также громадное большинство форм носило нормальный для *Oenothera Lamarckiana* характер и лишь 7 экземпляров (на 10000) были мутациями или мутантами, как их тоже можно

назвать. Кроме двух прежних мутантов—карликовой и широколистной энотеры—теперь появилась еще новая, также постоянная, как оказалось дальше, форма, названная де Фризом *Oen. gibbinervis*, так как она отличается присутствием красных жилок на листьях и плодах (рис. 36 А).

Особенно продуктивным в смысле появления новых мутаций оказался 1895 год, когда и общее число мутантов поднялось выше 2% общего количества полученных форм и среди них появилось сразу



Рис. 39. Мутант энотеры.—*Oen. gigas*.
По де Фризу из Гольдшмидта.

4 новых мутации. Наиболее резко бросается среди последних в глаза так называемая *Oenothera gigas* (рис. 39), отличающаяся крупным ростом, большими цветами, плодами и семенами и являющаяся, таким образом, полным антиподом карликовой энотеры. Она появилась всего в одном экземпляре, который при дальнейшем размножении также сохранил полное постоянство. Три других мутанта этого года — *Oen. albida*, *Oen. oblonga*, *Oen. scintillans* — отличаются менее резкими особенностями: первые два представляют из себя более слабые формы, а *Oen. scintillans* интересна в том отношении, что принадлежит к числу

Рис. 36 А. Мутант энотеры. — *Oen. gibbinervis*.
По де Фризу из Гольдшмидта.

Год	Число мутантов	Число форм
1895	1	15
1896	—	15
1897	—	11
1898	—	—
1899	—	5
Всего	1	56

Что же представлял собой в опытах де Фриза мутант с точки зрения происхождения? Во-первых, на основании линнеевского метода определения ботанических форм в действительности он представлял собой мутант, который при дальнейшем размножении также сохранил полное постоянство.

«непостоянных» мутантов и производит при опылении собственной пылью не только подобные себе растения, но и типичных *Oenothera Lamarckiana*¹⁾.

Появление тех же мутантов продолжалось и в следующие годы, как видно из приводимой ниже таблицы, которая изображает результаты опытов де Фриза с 1886 по 1900 год. Заметим, что для каждого поколения в ней указано лишь потомство типичных *Oenothera Lamarckiana* предыдущего поколения, потомство же мутантов его в нее не вошло.

Родословная *Oenothera Lamarckiana* в опытах де Фриза.

Поколение и год.	O. gigas.	O. albida.	O. oblonga.	O. rubri- nervis.	O. Lam.	O. nanella.	O. lata.	O. scintil- lans.	Мута- ционный процент.
1. 1886—87					(9)				
2. 1888—89	—	—	—	—	15000	5	5	—	0,07
3. 1890—91	—	—	—	1	10000	3	3	—	0,07
4. 1895	1	15	176	8	14000	60	73	1	2,39
5. 1896	—	25	135	20	8000	49	142	6	4,71
6. 1897	—	11	29	3	1800	9	5	1	3,22
7. 1898	—	—	9	—	3000	11	—	—	0,67
8. 1899	—	5	1	—	1700	21	1	—	1,65
Всего . .	1	56	350	32	55500	158	229	8	1,56

Что же представляют из себя эти новые формы энотер, появившиеся в опытах де Фриза: будут ли это новые виды, подвиды или разновидности с точки зрения систематики? Заметим, что де Фриз в своих произведениях различает три группы низших систематических единиц: во-первых, настоящие, «линнеевские» или систематические виды, во-вторых «элементарные» виды и, наконец, разновидности. Понятие линнеевского или систематического вида не требует, конечно, специального определения, однако эти виды, как было давно уже установлено ботаником Жорданом, носят обычно сборный характер и состоят в действительности из низших систематических единиц—

¹⁾ Заметим, что другие мутанты постоянны лишь постольку, поскольку при самооплодотворении они не возвращаются к производшей их форме. Однако иногда они сами дают начало новым мутантам (так от *Oen. nanella* была получена однажды *Oen. oblonga*, от *Oen. scintillans*—*Oen. lata* и *nanella* и т. д.).

так называемых *элементарных видов*. Таким образом, элементарные виды являются как бы подвидами систематического или линеевского вида и представляют из себя именно те основные единицы, с которыми, по мнению де Фриза, должны оперировать систематики. Число их в пределах одного линеевского вида бывает иногда очень велико: так, у растения крупки (*Draba vegna*) Жорданом и другими ботаниками описано до 200 элементарных видов, другим столь же богатым такими формами видом является обыкновенная фиалка (*Viola tricolor*) и т. д. Своими границами подобные элементарные виды заходят обыкновенно друг за друга, т. е. здесь имеет место знакомое уже нам явление трансгрессивной изменчивости, о которой мы говорили выше (глава IV). Последнее обстоятельство не мешает, конечно, тому, чтобы можно было различать друг от друга представителей различных элементарных видов, хотя, конечно, это уже далеко не так просто, как в тех случаях, когда дело идет о хороших или систематических видах.

От понятия элементарного вида (или подвида) по де Фризу следует строго отличать понятие *разновидности*. Последние являются также систематическими единицами ниже хорошего или линеевского вида, но разновидностью по де Фризу следует называть только те группы особей, которые отличаются от типичных представителей данного вида утерей какого-нибудь признака, т. е. носят регрессивный характер, почему он и говорит обычно всюду о регрессивных разновидностях. Различие между элементарным видом и разновидностью сводится, таким образом, к тому, что первые, согласно де Фризу, «произошли из своей исходной формы благодаря прибавлению нового свойства, т. е. прогрессивным путем, тогда как разновидности только утеряли какую-либо особенность из числа бывших прежде у их предков». Если, например, мы имеем, с одной стороны, один из видов земляники (*Fragaria alpina*) и, с другой стороны, особую разновидность его, лишенную усов или плетей, свойственных многим другим видам земляники, то это позволяет без труда признать такую форму за регрессивную, несомненно утеравшую плети, свойственные ее предкам.

О правильности деления всех низших систематических единиц на прогрессивные элементарные виды и регрессивные разновидности, точно так же как о возможности проведения строгого различия между прогрессивными и регрессивными мутациями мы будем говорить еще дальше, здесь же лишь отметим, что связь между теми и другими понятиями напрашивается сама собой. II, действительно, де Фриз принимает, что прогрессивная мутация всегда приводит к появлению нового элементарного вида, регрессивная же дает начало новой разновидности. В частности, поскольку дело идет об энотерах, он произвел сравнение признаков полученных им мутантов *Oenothera Lamarckiana* друг с другом, с одной стороны, с другой же стороны, подобное же сравнение осо-

...ближних к этой...
...что для этих групп...
...хотят бы инкресту...
...трансгрессивный характер...
...Словом, последние...
...виды, частью за нове...
...видностям де Фриз отло...
...звездных им в диком...
...а за типичные новые э...
...albidus, oblongus и...
...В результате всех своих...
...заливает следующие законы...
...зависим здесь в том несколь...
...в его более позднем про...
...происхождение путем мутаци...

- I. «Новые элементарные...
 - II. «Новые формы по...
 - III. «Новые элементар...
 - IV. «Некоторые из но...
 - V. «Эти новые формы...
 - VI. «Мутационная из...
 - VII. «Мутации прои...
 - VIII. «Способность...
- Последнее из этих и...
...фактических мутаций, при...
...де Фриза.—В самом...
...ай: присуще ли оно ли...
...или свойственно...
...вообще, проявляясь ли...
...периода: де Фриз безус...
...плетей и предполагает, ...
...плетей, довольно продол...
...из рамок обычной...

...де Фриз сообра...
...отличия в разл...

бенностей близких к этой форме видов того же рода, и приходит к заключению, что обе эти группы вполне аналогичны друг другу: как ряд особенностей хотя бы дикорастущих *Oenothera biennis* и *Oen. muricata* носит трансгрессивный характер (см. выше стр. 88), так подобный же характер имеют многие отличительные черты мутаций *Oen. Lamarckiana*. Словом, последние следует признать частью за новые элементарные виды, частью за новые же регрессивные разновидности: к таким разновидностям де Фриз относит, например, карликовую *Oen. nanella* или найденных им в диком состоянии *Oen. brevistylis* и *Oen. laevifolia*, а за типичные новые элементарные виды он считает *Oen. gigas*, *rubrinervis*, *albida*, *oblonga* и др.¹⁾

В результате всех своих наблюдений над энотерами де Фриз устанавливает следующие законы мутационной изменчивости, которые мы приводим здесь в том несколько измененном виде, который был придан им в его более позднем произведении: «Виды и разновидности и их происхождение путем мутации» (84). Эти законы таковы

I. «Новые элементарные виды возникают внезапно, без переходов».

II. «Новые формы появляются сбоку главного ствола».

III. «Новые элементарные виды по большей части вполне постоянны с самого момента своего возникновения».

IV. «Некоторые из новых форм являются именно настоящими элементарными видами, тогда как другие носят характер ретрогрессивных разновидностей».

V. «Эти новые формы появляются обыкновенно в большом числе особей».

VI. «Мутационная изменчивость не связана непосредственно с флуктуационной и независима от нее».

VII. «Мутации происходят почти во всех возможных направлениях».

VIII. «Способность к мутациям наступает периодически».

Последнее из этих положений можно назвать *гипотезой периодических мутаций*, при чем она также очень характерна для взглядов де Фриза. — В самом деле, что представляет из себя явление мутаций: присуще ли оно лишь некоторым видам в роде *Oenothera Lamarckiana* или свойственно в большей или меньшей степени всем видам вообще, проявляясь лишь у каждого из них в течение известного периода? Де Фриз безусловно склоняется ко второй из этих возможностей и предполагает, что в жизни каждого вида наблюдаются, во-первых, довольно продолжительные периоды покоя, когда он не выходит из рамок обычной индивидуальной изменчивости, и, во-вторых,

¹⁾ Позже де Фриз сохранил звание прогрессивной мутации лишь за *Oen. gigas*, а все остальные отнес в разряд ретрогрессивных и регрессивных (85)

особые мутационные периоды, в течение которых и выступает на сцену мутационная изменчивость. При этом с подобным видом, вступившим в мутационный период, происходит как бы взрыв: он начинает производить от себя кроме типичных особей еще и новые формы, т. е. мутации, которые обнаруживают ряд новых особенностей. В результате такого процесса, когда мутационный период закончится, на месте одного вида остается целая группа их, и все они вплоть до нового мутационного периода сохраняют полное постоянство и обособленность.

В лице *Oenothera Lamarckiana* мы и имеем дело с видом, который находится теперь именно в мутационном периоде, почему на ней удобнее всего и изучать этот вид изменчивости. Тому мутационному периоду, который наблюдается у энотеры Ламарка теперь и, по предположениям де Фриза, тянется, вероятно, не меньше полустолетия, предшествовали, очевидно, другие мутационные периоды. Во время них возникли, вероятно, другие близкие к *Oenothera Lamarckiana* виды (*Oen. muricata*, *Oen. biennis* и т. д.), составляющие вместе с ней подрод *Onagra*, а также и другие подроды рода *Oenothera* (*Euoenothera*, *Kneiffia*).

Что же обуславливает собою вступление каждого вида в подобный Sturm-und Drangperiode, т. е. в новый мутационный период из предшествовавшего ему периода покоя, что вызывает к жизни мутационную изменчивость? По мнению де Фриза, здесь не может быть и речи о такой же зависимости от внешних условий, которая имеет место в случае простой индивидуальной изменчивости или флюктуаций. Весь общий характер мутационной изменчивости безусловно говорит за то, что это явление зависит от каких то внутренних причин, а не от изменившихся внешних условий. Но, конечно, нельзя совершенно отрицать и значения последних: раз возникшая мутационная изменчивость того или иного вида подлежит влиянию изменений окружающей среды, которые могут усиливать или ослаблять ее. Это наглядно видно из сравнения «мутационного процента», т. е. количества мутантов к общему числу полученных форм, в опытах де Фриза (см. приведенную выше таблицу). Мы видим в ней, что этот процент в первые годы был ниже 1%, а в 1896 году поднялся почти до 5%, и это скорее всего можно отнести на долю именно внешних условий. Де Фриз предполагает, что мутационная изменчивость становится в благоприятных условиях значительно больше, чем в неблагоприятных, но не считает этого окончательно доказанным.

Что касается до сущности внутренних изменений, обуславливающих возникновение мутационной изменчивости, то относительно этого можно лишь строить гипотезы. Де Фриз предполагает, что каждому мутационному периоду предшествует прэмутационный или прэмутация, при чем в это время и возникают различные новые особенности, которые во время мутационного периода переходят из скрытого состоя-

ния в активное. В одном из своих позднейших произведений (85) он развил гипотезу, согласно которой премутационный период вызывается переходом гипотетических носителей наследственных свойств—генов или дангенов, по терминологии де Фриза, в особое «лабильное» состояние, но, конечно, эта гипотеза дает этому явлению лишь своеобразное и притом чисто спекулятивное описание, а отнюдь не объясняет его. — Этим и исчерпывается сущность мутационной теории, как она была развита де Фризом, главным образом, в 1901 году: некоторых же более специальных вопросов ее мы коснемся несколько далее.

Таким образом, работы Коржинского и де Фриза установили в общих чертах картину мутационной изменчивости, и ближайшей задачей последующего исследования должно было быть установление распространения этого явления среди различных организмов. За этим дело однако не стало, и как это обычно бывает после всякого выдающегося открытия, оно нашло себе подтверждение с самых различных сторон. В настоящее время мы имеем чрезвычайно много случаев несомненных мутаций среди представителей как животного, так и растительного царства, так что из них можно остановиться лишь на главнейших.

Что касается прежде всего до растений, то многочисленные примеры скачкообразных изменений у них были собраны уже Коржинским. Де Фриз также сталкивался с мутациями и у других форм кроме энотеры—например, у льнянки (*Linaria vulgaris*), где дело шло о возникновении пелорической формы, или у *Chrysanthemum segetum*, у которого при этом наблюдалось появление махровых цветов и т. д. В этих случаях новые мутации появлялись уже не группами, а в одиночку, отчего нельзя было, конечно, говорить и о мутационном периоде, как у *Oenothera lamarckiana*. Скоро, однако, случаи подобного рода, т. е. появление мутаций без вступления вида в специальный мутационный период, стали во множестве описываться у самых различных растений.

Сюда относятся, например, если ограничиться только несколькими примерами, мутации у кукурузы (*Zea mays* var. *praecox* и var. *pseudo-androgyna*) и у пастушьей сумки (*Capsella bursa pastoris* var. *beegeri* и var. *vignieri*), описанные Бларингемом (12, 13, 14), мутации у лапчатки (*Potentilla verna* mut. *monophylla*) и у первоцвета (*Primula officinalis* mut. *horticola*), найденные Домином (23), мутации у *Mirabilis jalapa*, *Antirrhinum majus* и *Melandrium album*, исследованные у первого вида Корренсом (16), а у двух других Бауром (6, 7, 9) и т. д.

Последние из этих мутаций подверглись со стороны наблюдавших их авторов специальному исследованию путем скрещивания каждой такой вновь полученной мутационной формы с производшей ее исходной. При этом удалось установить чрезвычайно интересный факт, именно что различие между исходной формой и мутацией сводилось к одному

единственному наследственному фактору, при чем при скрещивании исходная форма являлась большею частью доминантной, а мутация рецессивной ¹⁾).

Так, у *Mirabilis jalapa* была получена особая пестролистная раса (так называемая *variegata*), которая при скрещивании ее с нормальными растениями давала в первом поколении нормальное же потомство с зелеными листьями, а во втором поколении происходило расщепление в отношении $\frac{3}{4}$ экземпляров с зелеными листьями и $\frac{1}{4}$ пестролистных, как это обычно бывает при скрещивании доминантной и рецессивной формы. У *Melandrium album* возникли тоже внезапно экземпляры, лишенные нормального зеленого цвета листьев, которые обнаруживали совершенно те же отношения при скрещивании. Если обозначить фактор, обуславливающий зеленый цвет листьев буквой *X*, то нормальные *Melandrium* на языке менделистических символов будут *XX*, а растения с белыми листьями, лишенные данного фактора, *xx*. Такие формы Баур наблюдал и у львиного зева (*Antirrhinum majus*), при чем кроме того у этой формы им были найдены и другие мутации, связанные с переходом в рецессивное состояние иных факторов: например, фактора *D*, от которого зависит красная окраска трубки цветка, фактора *G*, изменяющего весь характер красной окраски цветка и т. д.

При этом обыкновенно исчезали или, иначе говоря, переходили в рецессивное состояние не оба фактора, получаемые при оплодотворении из обоих половых продуктов, т. е. от матери и от отца, а только какой-нибудь один. Таким образом, из растений строения *XX* возникали большею частью не сразу чисто рецессивные формы *xx*, а сперва гетерозиготные экземпляры строения *Xx*, по внешности не отличавшиеся от нормальных форм, но дававшие в следующей поколении благодаря расщеплению начало чисто рецессивным растениям *xx*.

Таким образом, во всех этих случаях мы имеем дело не с появлением нового наследственного свойства, а с исчезновением (иначе говоря, с переходом в рецессивное состояние) старого, свойственного предкам данной формы. Следовательно, все эти случаи следует признать лишь за регрессивные мутации, при чем большинство более внимательно исследованных случаев мутационной изменчивости относилось в начале именно к этой категории, так что некоторые исследователи вообще готовы были отрицать самое существование прогрессивных мутаций.

Однако последнее оказалось совершенно неправильным и зависевшим всецело от того, что доминантные мутации гораздо более редки, точно так же как гомозиготные мутации (появление из формы строения

¹⁾ Мы предполагаем, что читателю знакомы основные понятия учения о скрещиваниях или лучше менделизма. Лиц, желающих ближе познакомиться с этим чрезвычайно важным направлением, отсылаем хотя бы к нашей уже упоминавшейся книге «Наследственность».

XX сразу формы строения xx) встречаются значительно реже, чем гетерозиготные мутации (из XX сперва Xx , а путем дальнейшего скрещивания и xx). При увеличении числа случаев мутационной изменчивости стали в конце-концов известны как гомозиготные, так и доминантные мутации.

Особенно поучительны в этом отношении более новые данные Баура над *Antirrhinum* (8.9). Занявшись более специально изучением мутационной изменчивости у этого растения, он обнаружил, что последняя представляет здесь, как, вероятно, и у многих других организмов, нечто довольно обычное, но бросающееся в глаза лишь при получении довольно большого числа особей. До настоящего времени Бауром обнаружено у львиного зева свыше 40 отдельных мутаций, при чем каждая из них отличается от производшей ее исходной формы на один единственный наследственный фактор, почему подобного рода мутации многие и называют теперь *факториальными*. Согласно наблюдениям Баура, на каждые 1000 семян *Antirrhinum* приходится в среднем 2 гетерозиготных мутаций и только 0,05 гомозиготных, почему прежде последние и не были почти известны [впервые их наблюдал Фрувирт у пшеницы (26)]. Точно так же, хотя большинство полученных Бауром новых мутационных форм были рецессивными, но все же часть из них проявляла при скрещивании с исходной формой доминантный характер, т. е. их можно было признать за прогрессивные мутации. Такие же доминантные новые формы были обнаружены среди мутаций американской плодовой мухи *Drosophila melanogaster*, об исследованиях над которой Морана и его школы мы будем говорить дальше.

Таким образом, возникновение мутационным путем новых чисто доминантных форм может считаться доказанным теперь чисто опытным путем: значит, кроме регрессивных имеются несомненно и прогрессивные мутации.

Заметим, впрочем, что различие между прогрессивными и регрессивными мутациями ¹⁾ основывается на одной из вспомогательных гипотез современного менделизма, носящей название гипотезы присутствия — отсутствия. Согласно последней, те особенности, ¹⁾ которые проявляются в первом поколении помесей, или, как говорится, доминируют, вызываются присутствием особого зачатка или гена, те же особенности, которые у гибридов первого поколения исчезают, иначе говоря, рецессивны, возникают при отсутствии соответствующих зачатков ²⁾.

Однако за последнее время мы встречаемся с попытками совершенно отказаться от гипотезы присутствия-отсутствия и вернуться к прежнему представлению, которого придерживался еще Мендель, именно

¹⁾ Или «Gewinnmutationen» и «Verlustmutationen», как удачно называют их немецкие авторы.

²⁾ Подробнее о гипотезе присутствия-отсутствия см. мою книгу «Наследственность», глава IV.

что, как доминантным, так и рецессивным особенностям отвечают в половых клетках одинаковые зачатки или факторы. К такому взгляду пришли недавно, например, два выдающихся генетика настоящего времени—Морган и Баур. Морганом за последние годы разработана чрезвычайно важная для учения о наследственности теория множественных аллеломорф или тождественных мест (62), останавливаться на которой мы, однако, сейчас не будем и коснемся ее несколько дальше. Для нас важно здесь лишь отметить, что, исходя из этой теории, Морган решительно отрицает гипотезу присутствия - отсутствия, видя в ней лишь результат смещения понятий внешней особенности (character) и внутреннего свойства (factor). «Предполагать об отсутствии фактора на основании отсутствия внешней особенности,—говорит он,—столь же наивно, как думать, что животное двигается к свету потому, что любит последний».

К тем же взглядам приходит независимо от Моргана и Баур в своей известной книге о наследственности (8). «Почему,—спрашивает он,—у рецессивной формы, обозначаемой нами, как *aa*, должно нечто отсутствовать, а у доминантной *AA*—присутствовать, а не наоборот? Ведь и химические соединения отличаются не только присутствием и отсутствием чего-то: достаточно указать хотя бы на изомерные соединения».—Естественным выводом отсюда является отрицательное отношение к делению мутаций на прогрессивные и регрессивные. «Это деление,—говорит Баур,—совершенно ни на чем не основано и возникло лишь благодаря заражению нашего способа мышления чисто словесной формулировкой различий между расами... Вот почему самое лучшее отказаться совершенно от такой оценки мутаций, от подобного деления их на положительные и отрицательные, прогрессивные и регрессивные».

Этим соображениям и особенно фактическим данным, приводимым Морганом в доказательство его новой теории, трудно отказать в высокой степени убедительности. Благодаря этому и мы не будем в дальнейшем придерживаться деления мутаций на прогрессивные и регрессивные, как связанного, главным образом, с опровергаемой теперь гипотезой присутствия-отсутствия, а также создающего нам ряд совершенно ненужных затруднений в толковании процесса эволюции.

Возвращаясь к мутациям у растений, мы отметим лишь в заключение, что их удалось наблюдать здесь и в генотипически однородном материале, т. е. в чистых линиях. Последнее обстоятельство имеет большое значение для окончательного доказательства того, что мутации, как таковые, несомненно существуют. В самом деле, выше было указано, что для настоящих мутаций должна быть вполне исключена возможность скрещивания, иначе это будут уже не мутации, а комбинации, с которыми мы познакомимся дальше. Однако в природных условиях всегда может быть подозрение, не предшествовало ли данной мутации скрещивание, при чем такие сомнения, как мы дальше увидим,

иногда, действительно, имели место. Между тем, если мы имеем дело с генотипически однородным материалом, с чистыми линиями, то подобного сомнения быть уже не может, почему и нахождение мутаций в подобном материале имеет большое значение для всей мутационной теории.

Впервые удалось наблюдать мутации в чистых линиях Иоганнсену у фасоли (39). При этом первоначально он столкнулся с ними даже не при обычном половом размножении при помощи семян, а в вегетативных органах растения, именно в первичных листьях, при чем возникшая внезапно в одном из них новая особенность передавалась и части побегов молодого растения. Именно такие «почковые» мутации, как их можно назвать, возникали у Иоганнсена в его чистой линии GG в течение 1903, 1904 и 1905 годов: в одном случае при этом дело шло о появлении совершенно белых, лишенных хлорофила, листьев (потомство из семян с таких побегов имело тот же признак и оказалось, конечно, нежизнеспособно), в другом об особой форме листьев («angustifolia»), в третьем о своеобразной желтой или желтовато-зеленой окраске листьев («chlorina»), которая также оказалась наследственной. Конечно, во всех этих случаях благодаря появлению мутации лишь в известной части вегетативных органов растения не могло быть и речи о возникновении ее в результате скрещивания, даже совершенно независимо от того, что это наблюдалось в чистой линии. На этом примере мы видим кроме того, что мутации могут появляться не только половым, но и бесполом путем в виде хотя бы подобных «почковых» изменений у растений, однако между этими двумя категориями их нет, конечно, никакого принципиального различия.

В дальнейшем Иоганнсену удалось найти также в чистых линиях фасоли мутации несколько иного характера, касавшиеся количественных различий между семенами (40). Так, в чистой линии E несомненно мутационным путем возникло 2 новых биотипа—один с более длинными, другой с более широкими семенами. При этом различие между старым и обоими новыми биотипами сводилось исключительно к различию средних величин, как это ясно видно из приводимых ниже цифр, своими же крайними членами все эти биотипы заходили друг за друга, обнаруживая хорошо нам знакомое явление трансгрессивной изменчивости. Приведем средние этих биотипов с их средними ошибками лишь для 1909 года:

	Длина в мм.	Ширина в мм.	Индекс ширины ¹⁾ .
Исходный биотип	12,371 ± 0,009	9,310 ± 0,006	75,3
«Длинная» мутация	13,545 ± 0,020	9,408 ± 0,012	69,5
«Широкая» мутация	11,923 ± 0,011	9,460 ± 0,008	79,3

Воспользовавшись приведенной выше теоремой о средней ошибке разности ($= \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$, см. стр. 90), мы без труда убедимся,

¹⁾ Отношение ширины к соответствующей длине.

что различие в средних между каждым из новых биотипов и исходным вполне достаточное, чтобы признать их за вполне самостоятельные формы. В самом деле определяя разность средних длин исходного биотипа и «длинной» мутации, получаем

$$(M_1 - M_2) = \sqrt{m_1^2 + m_2^2} = 1,174 \pm 0,022.$$

т. е. разность превосходит свою ошибку здесь почти в 55 раз; или такая же разность средних ширины исходного биотипа и «широкой» мутации

$$(M_1 - M_2) = \sqrt{m_1^2 + m_2^2} = 0,150 \pm 0,010,$$

т. е. разность больше своей ошибки в 15 раз.

Особенности новых мутаций оказались и здесь вполне наследственными, сохраняясь у их потомства и в следующие годы. Приведем для иллюстрации этого средние индексы ширины для исходного биотипа и «длинной» мутации в течение нескольких лет:

	1906	1907	1908	1909	1910
Исходный биотип	72,4	77,8	72,4	75,3	73,3
«Длинная» мутация	67,4	71,2	66,8	69,5	67,1

Таким образом, разность между обоими все время колеблется в пределах 5—6%.

Наблюдения Ногансена над появлением мутаций в чистых линиях не остались одиночными, а получили подтверждение и у других форм из культурных же растений. Сюда относятся наблюдения Нильссона Эле над овсом (66), Кисслинга над ячменем (44) и др.

Факт этот имеет чрезвычайно важное и большое значение, притом с нескольких различных сторон. Мы видим при этом, во-первых, как могут возникать и несомненно возникают в природе новые особенности, отличающиеся от старых трансгрессивным характером, который, как не раз уже отмечалось, наблюдается при сравнении друг с другом, главным образом, близких систематических единиц—элементарных видов, разновидностей, рас и т. д., с которых и начинается процесс эволюции. Согласно прежним представлениям, можно было бы думать, что при этом происходит постепенное перемещение средней величины ряда под влиянием подбора или других причин. Однако этого никогда не бывает и исследования Ногансена наглядно показывают, что в данном случае происходит тоже своего рода скачек—внезапное перемещение средней величины ряда и возникновение из него нового, хотя оба они остаются в связи друг с другом при помощи своих крайних членов. Таким образом, и новые трансгрессивные особенности возникают, пови-

цкому, мутационным путем, т. е. последний приложим к случаям не только качественной, но и количественной изменчивости.

С другой стороны, мы видим, что *отсутствие переходов между основной и новой формой отнюдь не составляет обязательного признака всех мутаций*, как это ошибочно предполагалось раньше. Во многих случаях таких переходов, действительно, не бывает и даже не может быть, когда дело идет, главным образом, о явлениях качественной изменчивости—появлении хотя бы новой окраски или какого-нибудь нового органа и т. д. Однако рядом с этими скачкообразными мутациями, как их можно назвать, существуют и другие, для которых можно предложить термин *ступенчатых мутаций*. В случае последних дело идет о появлении новых особенностей трансгрессивного характера путем внезапного смещения средней величины ряда, почему переходы между старой и новой формой неизбежно сохраняются, и, следовательно, наличие последних еще отнюдь не служит отличием модификаций от мутаций, как это считалось раньше. В этом отношении глубоко верно замечание Поганисена, что различия между «непрерывной» и «прерывистой» изменчивостью по существу нет, а следует лишь резко различать не наследственные и наследственные изменения. К первой группе относятся флюктуации или модификации, которым были посвящены первые главы нашей книги, ко второй—мутации и комбинации, о которых мы будем говорить дальше.

Таким образом, скачкообразные мутации по большей части качественного характера по существу ничем не отличаются от менее заметных ступенчатых мутаций, носящих количественный и притом трансгрессивный характер. И те и другие наследственны—следовательно, являются факториальными мутациями (ибо иных мутаций по существу быть не может), только для скачкообразных мутаций это легче доказать, чем для ступенчатых. Последние вообще менее бросаются в глаза, обнаружение их возможно зачастую лишь с помощью точных методов вариационной статистики, что, однако, не делает их менее важными. Напротив, едва ли можно сомневаться в том, что ступенчатые мутации встречаются в природе не реже, а, вероятно, даже чаще скачкообразных, особенно если принять во внимание широкое распространение трансгрессивной изменчивости среди низших систематических единиц.

Весьма вероятно, что те мелкие, но наследственные изменения, которые клал в основу своей теории Дарвин, предполагая их дальнейшего закрепление путем подбора, и являются подобными ступенчатыми мутациями, которые раньше принимались за обыкновенные флюктуации, так как наличие ряда переходов заставляло смешивать эти два по существу резко различные виды изменчивости друг с другом. И если подбор совершенно бессилен сдвинуть среднюю величину ряда, состоящего из одних модификаций, т. е. генотипически однородного, то ничто не мешает достигнуть этого в материале, представляющем сме-

шение основной формы с одной или несколькими произошедшими от нее ступенчатыми мутациями трансгрессивного характера, т. е. в популяции из нескольких различных генотипов, что вызвало в конце-концов, как мы видели выше, и неправильное представление о силе действия подбора.

Таким образом, мы видим, наконец, что благодаря открытым Иоганнсенем ступенчатым мутациям, как мы их называем, до известной степени исчезает то различие, которое проводилось раньше между постепенным ходом эволюции по Дарвину и прерывистым скачкообразным ходом ее по де-Фризу. Появление каждой новой особенности или исчезновение старой, связанное с появлением или исчезновением того или иного наследственного фактора, по существу является всегда скачком. Однако чисто фенотипически такой скачек проявляется часто лишь в смещении средней величины ряда, и несколько подобных скачков или ступенчатых мутаций легко могут произвести и несомненно производили впечатление ряда постепенных и незаметных переходов, как представляли себе ход эволюции раньше.

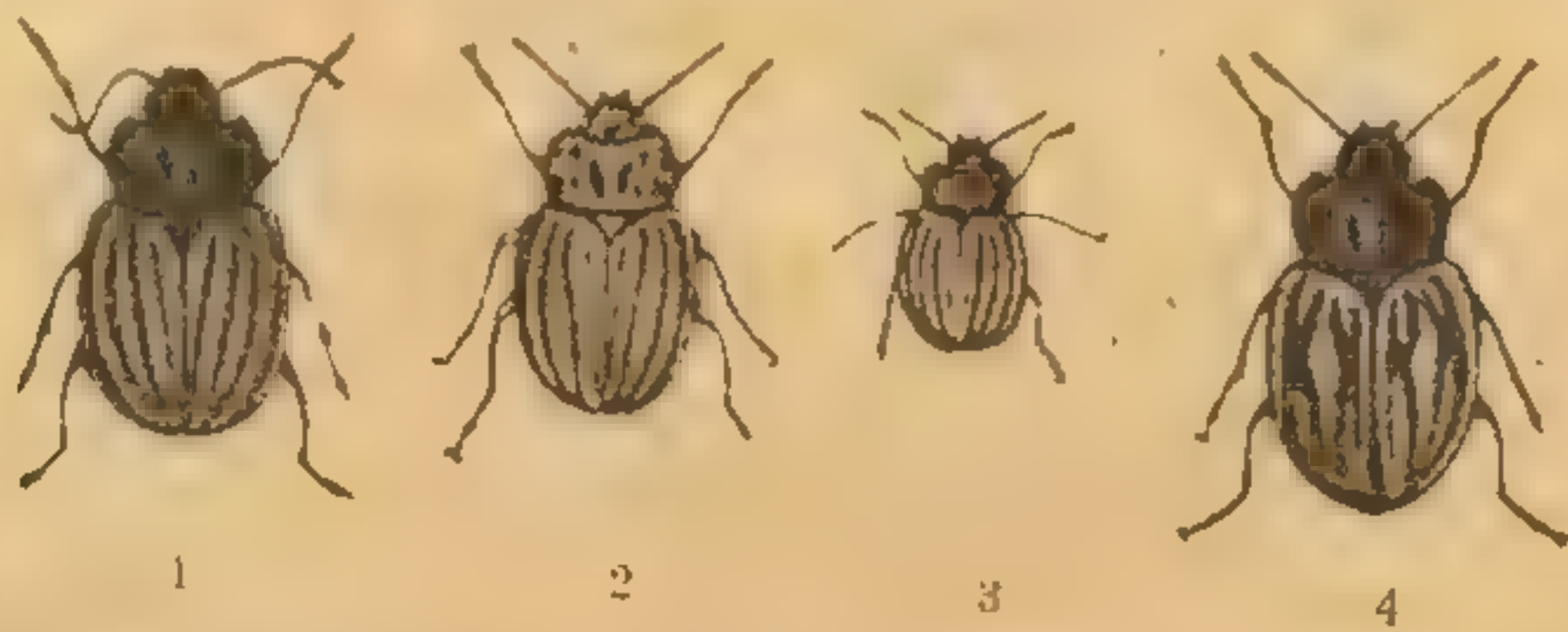


Рис. 40. Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* (1) и его мутации — *pallida* (2), *defectopunctata* (3) и *tortuosa* (4)
По Тоуэру из Баура.

Общеизвестные «ряды форм» (*Formenreihe*), установленные в палеонтологии и являющиеся излюбленными доказательствами справедливости эволюционной теории, в роде ряда форм третичного моллюска (*Planorbis multiformis*), установленного Гильгендорфом (1866) или такого же ряда форм для *Paludina* или *Vivipara* из третичных отложений Славонии по Неймайру и Паулю (1875), и являются в наших глазах примером постепенного изменения форм не под влиянием изменявшихся внешних условий, как это обычно предполагается, а путем незначительных ступенчатых мутаций в средних величинах с трансгрессивными различиями между старыми и новыми формами. Не даром Вааген, установивший ряд таких форм у *Ammonites subradiatus* (1869), называл его члены также мутациями, вкладывая, впрочем, в это понятие несколько иной смысл¹⁾.

¹⁾ По Ваагену вариации — разновидности в пространстве, мутации — разновидности во времени.

на том же и о тз
рейдм в през
первые обнаруж
а дека decemlineata
В своей монографии
и крайние вари
у широкого рас
decemlineata, во
и, в-третьих,
вед наблюдается
decemlineata, minima, tot
форм изображены
2 мутации — п
только одна — angustovitt
Относительно частот
условиях можно судить по
Lepinotarsa decemli

	Lepinotarsa decemlineata
Число музеев 1895	46
Число музеев 1899	28
Музей, 1900	11
Число музеев 1901	1
Число музеев 1902	3
Число музеев 1904	8
Всего	107

Мы видим, таким
и Огиллеса Lamargu
тебачия мутационного
и внешние условия
в в-третьих, условия
и то у де-Фриза в
Насколько, одна
теперь ряда поколо

На этом мы и оставим наш обзор мутаций в растительном царстве и перейдем к представителям животных, среди которых мутации были впервые обнаружены Тоуэром у колорадского картофельного жука (*Leptinotarsa decemlineata*) и у других близких к нему видов.

В своей монографии рода *Leptinotarsa* Тоуэр (79) описывает мутации или «крайние вариации», как он их называет, у 3-х видов: во-первых, у широко распространенного в Соединенных Штатах *Leptinotarsa decemlineata*, во-вторых, у центрально-американского *L. undecimlineata* и, в-третьих, у чисто мексиканского *L. multitaeniata*. У первого вида наблюдается 6 главных мутационных форм: *L. pallida*, *defectopunctata*, *minuta*, *tortuosa*, *melanicum* и *rubrivittata* (некоторые из этих форм изображены на рис. 40). *Leptinotarsa multitaeniata* свойственны 2 мутации—*melanothorax* и *rubicunda*, а *L. undecimlineata* только одна—*angustovittata*.

Относительно частоты распространения этих мутаций в природных условиях можно судить по следующим данным Тоуэра, относящимся к мутациям *Leptinotarsa decemlineata* в различных местностях в течение ряда лет:

	<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	М у т а ц и и:						Мутационный процент
		<i>melanicum</i>	<i>tortuosa</i>	<i>minuta</i>	<i>pallida</i>	<i>immaculothorax</i>	<i>albida</i>	
Массачусетс 1895	46449	1	—	—	—	—	—	0,002
Лонг-Исланд 1899	28098	1	—	—	1	—	—	0,007
Мэрилэнд 1900	11710	82				—	—	0,700
Пенсильвания 1900	9160	—	—	—	—	—	—	0
Огйо 1901	30183	—	—	—	17	—	—	0,050
Иллинойс 1902/03	80833	—	—	1	2	—	—	0,003
Техас 1904	1100	—	—	12	—	—	—	1,090
Всего	207891	118						0,056

Мы видим, таким образом, здесь, как и в подобной же таблице для *Oenothera lamarckiana* (см. выше стр. 157), довольно сильные колебания мутационного процента по годам—очевидно, благодаря изменению внешних условий. В общем же, мутации у колорадского жука в природных условиях попадают значительно реже, чем это имело место у де-Фриза в его опытах с энотерами.

Насколько, однако, постоянны данные формы? Тоуэр разводил в течение ряда поколений этих мутантов, как в чистом виде, так и



4

decemlineata (1) и *tortuosa* (4)

установленные в п-тствами справедливости третичного моллюска фом (1866) или таког чных отложений при- в наших глазах при- ниянием изменявших- а путем незнати- с трансгрессивным. Не даром Вагген. *bradiatus* (1869), на- рочем, в это понятие

ство, мутации—разно-

скрещивая их с исходной формой (*L. decemlineata*), я убедился в полном постоянстве этих форм: при разведении в чистом виде мутации (*pallida*, *tortuosa*, *rubrivinata*, а также мутации *L. multilineata*) давали лишь себе подобных, а при скрещивании с исходным видом, начиная со второго поколения, наступало обычное менделистическое расщепление и обособлялись чистые же, далее нерасщеплявшиеся формы как этого исходного вида, так и мутации. Приведем данные для подобного скрещивания между *L. decemlineata* и ее mut. *pallida* в течение 4 поколений по Тоуэру:

P	1 самец <i>pallida</i> и 3 самки <i>decemlineata</i>		
F ₁	35 гибридов типа <i>decemlineata</i> .		
F ₂	62 <i>decemlineata</i> .		19 <i>pallida</i> .
F ₃	52 <i>decemlineata</i> .	14 <i>pallida</i> .	90 <i>pallid</i>
F ₄	60 <i>decemlineata</i> 17 <i>pallida</i> .	27 <i>pallida</i> .	74 <i>pallid</i>

Интересно, что, как и в этом опыте, мутации при подобных скрещиваниях играли всегда роль рецессивной формы.

В опытах де-Фриза мутации появлялись постоянно в каждом поколении, хотя причина их появления, если откинуть чисто гипотетическое допущение, что данное растение вступило в мутационный период, оставалась неизвестной. Чрезвычайно интересно поэтому, что Тоуэру удалось чисто экспериментально вызвать появление некоторых мутаций *Leptinotarsa* и тем до известной степени установить хотя бы одну из причин их появления.

Для выяснения последнего Тоуэр начал подвергать колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* на различных стадиях его развития воздействию измененных условий, например, повышенной температуры при более слабом содержании в воздухе влажности и пониженном атмосферном давлении и т. п. Результаты этих опытов в схематической форме изображены на рис. 41: как видно на нем, измененные условия не оказывают вообще влияния, если им подвергаются яйца или личинки (ряд 1 ab), при воздействии на куколку изменяют окраску вылупляющегося из нее жука, но это изменение не передается потомству (ряд 1 c) и, наконец, если эти условия влияют на взрослого жука в особой «чувствительный» период его жизни, то в его потомстве возникает изменение окраски, передающееся и следующим поколениям, т. е. на-

следственное (ряд 1 d). Такое изменение можно признать благо-
последнему обстоятельству за новую экспериментально вызванную му-
тацию.

Что же, однако, представляет из себя тот «чувствительный период»
в жизни каждого колорадского жука, во время которого можно влия-
измененными условиями на его половые клетки и вызывать в них
новые наследственные изменения, так сказать генотипического характера?
Дело в том, что самки *Leptinotarsa decemlineata* откладывают яйца не
сразу, а в течение нескольких раз (приблизительно через неделю после
предыдущей кладки), при чем перед каждой новой кладкой соответ-
ствующая порция яиц подвергается созреванию. Этот именно момент и
является тем «чувствительным периодом», во время которого изменения
условия могут изменить генотипическую структуру яиц, что, конечно,
отразится на следующем поколении и на всех дальнейших. Таким обра-

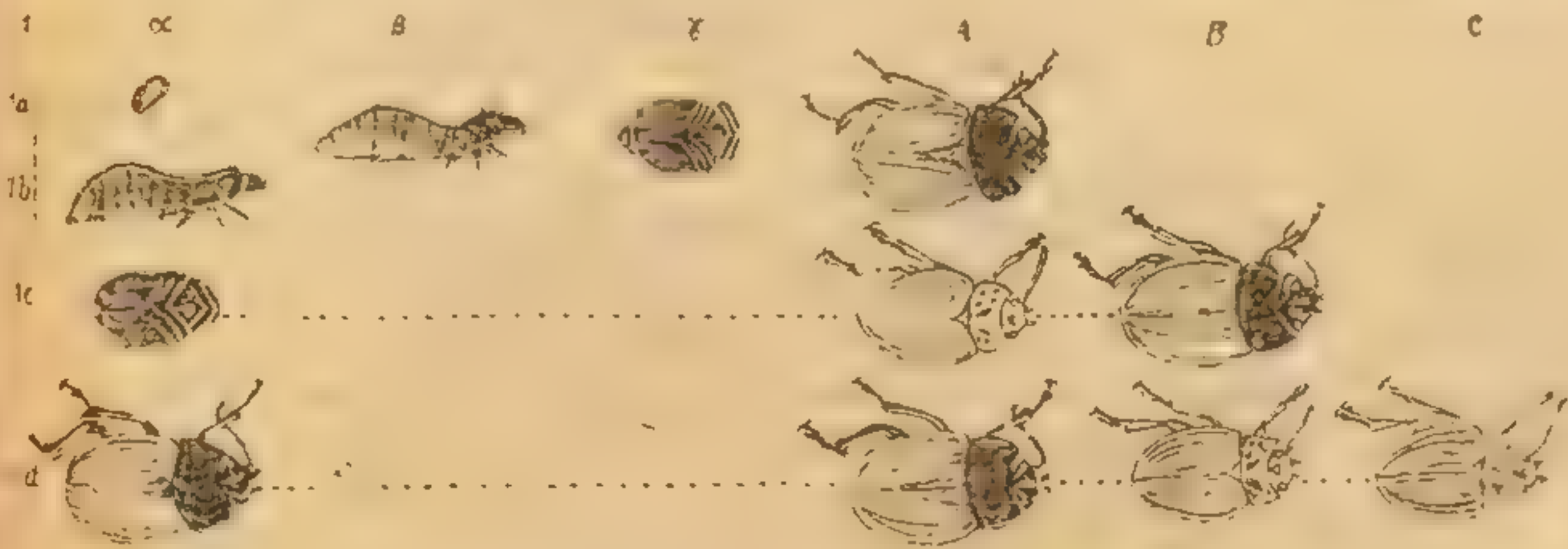


Рис. 41. Опыты Тоуэра над *Leptinotarsa decemlineata*: вертикальный ряд 1 — нормальное развитие; горизонтальные ряды 1a, 1b — действие измененных условий на яйцо или личинку, 1c — действие на куколку, 1d — действие на жука; A, B, C — жуки 1, 2, 3 поколения. — По Тоуэру из Пракибрама.

зом, здесь мутации возникают благодаря генотипическому изменению половых продуктов ненормальными внешними условиями во время их созревания.

Так, в одном из опытов Тоуэра 4 парочки колорадских жуков были подвергнуты измененным условиям (35° С., влажность 45%, давление 19—21 дюйма) во время созревания яиц для трех первых кладок, две же следующих содержали яйца, созревшие в теле матери уже при нормальных условиях. В результате (хотя дальнейшее развитие яиц, личинок, куколок протекало далее при одинаковых, совершенно нормальных условиях) последние 2 кладки дали только обыкновенных *decemlineata*, тогда как из первых трех развились 11 *decemlineata*, 82 *pallida* и 2 *immaculothorax*.

В другом опыте также с *Leptinotarsa decemlineata* температура градусов на 9 выше нормальной и сильная влажность (94%) вызвала появление кроме типичных *decemlineata* также *tortuosa* и *melanicum*.

Также же опыты с *Leptinotarsa multitaeniata* вызвали появление и у этого жука мутаций *melanothorax* и *rubicunda*, а у *L. undecimlineata* *mut. angustovittata* и т. д.

Заметим, что эти опыты вводят так называемую «наследственность приобретенных свойств», которая широко допускалась прежде многими исследователями для объяснения хода эволюции, в чрезвычайно тесные рамки, показывая, что только такие изменения наследственны, которые возникают под влиянием внешних воздействий в половых продуктах в течение короткого времени их созревания. Все же иные воздействия, даже сильно влияющие на отдельную особь, не могут вызвать у потомков новых особенностей—создать, как мы можем теперь сказать, новое мутационное изменение¹⁾. Во всяком случае некоторое участие ненормальных внешних условий в вызове к жизни мутаций опытами Тоуэра может считаться более или менее доказанным.

Значит ли это, однако, что мутации подобно модификациям вызываются также, главным образом, влиянием внешней среды на организм, так что все различие между обоими видами изменчивости сводится лишь к тому, что модификации—ненаследственны, а мутации всегда передаются потомкам? Подобная точка зрения действительно отстаивалась некоторыми авторами, которые шли в этом направлении иногда даже так далеко, что допускали кроме внезапного появления новых мутаций и постепенное—благодаря накоплению и суммированию модификаций²⁾. Однако, против таких воззрений восстает большинство генетиков и, как нам кажется, с полным правом.

В самом деле, модификации, как это было достаточно выяснено в главе I, есть своего рода реакция организмов на внешние воздействия. Конечно, и здесь свойствам самого организма в образовании того или иного ответа принадлежит решающая роль, но раз внешние условия изменились, каждый организм должен реагировать на это так или иначе, почему индивидуальная изменчивость присуща, как мы видели выше, решительно всем организмам. Иначе обстоит дело с мутациями, так как явление это встречается в конце концов отнюдь не у всех организмов, да и у тех проявляется далеко не постоянно. В самом деле, что составляет вид, не изменявшийся иногда в течение долгого периода, прожить хотя бы единичную мутацию? Конечно, здесь должны измениться прежде всего какие-то внутренние условия существования данного вида, хотя бы толчок к ним и давала внешняя среда. Таким образом, влияние сильно измененных внешних условий на половые клетки

¹⁾ Подробнее относительно наследственности приобретенных свойств см. главу II нашей книги «Наследственность».

²⁾ Именно такой взгляд энергично отстаивал во втором издании своей известной книги по наследственности Гольдшмидт (34). Однако, в недавно появившемся третьем издании ее мы не встречаем уже этого, а вместо того автор во многих местах подчеркивает различие между ненаследственными модификациями и наследственными мутациями.

в момент их созревания есть, вероятно, лишь один из факторов, вызывающих мутационную изменчивость, которая зависит прежде всего от каких то внутренних причин, при чем роль последних должна быть здесь гораздо важнее. Этот вывод, как мы дальше увидим, подтверждается и другими исследованиями.

Отметим в заключение, что согласно Тоуэру мутации происходят отнюдь не во всех возможных направлениях, как предполагал де-Фриз, а лишь в двух главных, при том тех же самых, в которых происходят колебания обыкновенной индивидуальной изменчивости. По мнению Тоуэра, мутации у *Leptinotarsa* суть только «крайние вариации», т. е. они составляют дальнейшее продолжение нормального вариационного ряда, как бы своего рода ультрафиолетовую часть спектра. При этом Тоуэр ссылается на то, как часто попадает каждая форма, именно что формы из середины ряда у *Leptinotarsa decemlineata* попадают, как 1 на каждые 2 или 3, крайние в ряду—как 1 на 750, мутации *pallida* и *melanicum*—1 на 1000, наиболее редкие мутации *rubrivittata* и *immaculothorax* реже, чем 1 на 100.000 и т. д. С этой точки зрения, нет никакой особой мутационной изменчивости, так как мутации являются лишь самыми крайними вариационными формами.

Однако с подобным взглядом, как и с прежними воззрениями Гольдшмидта, к которым он очень близок, трудно согласиться. Дело здесь совсем не в том, насколько близки друг к другу крайние формы вариационного ряда или крайние модификации и те или иные мутации и насколько часто встречаются те и другие. Легко может быть, что та или иная мутация встречается даже чаще самой крайней модификации, но это еще не дает нам права включать ее в вариационный ряд. Главная отличительная особенность мутаций—это то, что при этом происходит известное генотипическое изменение, которое является наследственным, между тем, как было выяснено выше, даже крайние модификации совершенно ненаследственны. Последнее обстоятельство приводит резкую грань между мутационной и модификационной изменчивостью, позволяя нам вопреки воззрениям Тоуэра резко различать эти два вида изменчивости друг от друга.

Вслед за работой Тоуэра мутации начали описываться и у ряда других представителей животного царства, прежде всего у насекомых. Разведение которых в большом количестве экземпляров (что является необходимым условием для получения мутаций) происходит легче, чем у других животных.

Сюда относится прежде всего исследование Мак Кракена (54) над близким к *Leptinotarsa* жуком, относящимся вместе с ним к одному семейству листоедов, *Melasma (Lina) scripta*. Среди большого числа представителей этого вида, имеющих обыкновенно пестрый грудной щит, а часто пестрые же и надкрылья, он нашел однажды несколько совершенно темных экземпляров с черным грудным щитом и

такими же надкрыльями. Во время последующего разведения этих жуков он получил 20 экземпляров данной меланистической мутации на 11369 выведенных им форм, что составляет около $\frac{1}{6}$ процента (0,176%). Что мы имеем здесь дело, действительно, с мутацией, было видно из опытов разведения этих меланистических форм, а также из скрещивания их с исходной, при чем в этом случае окраска последней доминировала, а затем наблюдалось расщепление и появление вновь исчезнувшей рецессивной формы.

Среди бабочек явление мутаций было впервые точно установлено Тойяма у шелковичной бабочки — *Bombyx mori* (81). Здесь дело шло об особой красной окраске их гусениц, которая возникла внезапно среди совершенно нормально-окрашенных шелковичных червей и оказалась постоянной в следующих поколениях. Опыты скрещивания показали, что и здесь наблюдается доминирование нормальной окраски с последующим расщеплением на нормальных и красных гусениц.

У многих видов бабочек известны кроме того так называемые «абerrации», т. е. формы, отклоняющиеся от типичных значительно сильнее крайних членов нормального вариационного ряда. Опыты, главным образом, Штандфусса и Фишера, о которых мы уже говорили выше (см. стр. 20), установили, что подобные абerrативные формы могут быть получены путем воздействия на куколку сильного холода или жара, при чем этим двум исследователям удалось показать, что подобные резкие отклонения частично наследственны.

Штандфусс (71) поставил этот опыт с одной из самых обыкновенных дневных бабочек — крапивницей (*Vanessa urticae*), абerrация которой носит название *ichnusoides* (см. рис. 42 — 1c). Однажды ему удалось скрестить две подобных формы друг с другом, при чем в их потомстве оказалось 200 нормальных и 4 сильно измененных бабочки типа *ichnusoides* (тот же рис. — 1d). Таким образом, данное отклонение оказалось в слабой степени наследственным и передалось 2% потомства. — Фишер (24) произвел подобный же опыт над ночной бабочкой — бурой медведицей (*Arctia caja*), при чем две абerrации этой формы (рис. 42 — 2b и 2c) были скрещены друг с другом и дали в потомстве 173 бабочки, из которых 17, т. е. 10%, получили в большей или меньшей степени то же изменение окраски (тот же рис. — 2d). Приблизительно тот же процент абerrативных форм Фишер получил позже, повторив опыт Штандфусса с крапивницей.

Что представляют из себя данные абerrации? По мнению некоторых авторов, их следует считать за мутации и можно вполне приравнять хотя бы к мутациям *Leptinotarsa*, также искусственно полученным в его опытах Тоуэром. Однако лично нам подобная точка зрения кажется совершенно неправильной и мы отнюдь не можем так легко согласиться на отнесение этих абerrаций в категорию мутаций. Выше было уже указано, что действием различных температур можно создать ряд



постепенных переходов от вполне типичных экземпляров некоторых видов к несомненным абберациям (см. рис. 39). Уже одно это едва ли говорит в пользу того, что абберации относятся к мутациям, так как



Рис. 42. Опыты Штандфусса и Фишера над бабочками: 1—красивница (*Vanessa urticae*)—а—нормальная форма, б—измененная действием умеренного холода, в—абберация, д—один из ее измененных потомков; 2—бурая медведица (*Aretia carya*)—а—нормальная форма, б и в—самец и самка абберации, д—один из ее измененных потомков.
По Штандфуссу и Фишеру из Пржибрама.

последние обыкновенно отличаются от исходных форм более резко, однако здесь гораздо важнее другое—именно незначительная степень наследственности таких аббераций. Изменения, возникшие мутационным путем, передаются обыкновенно всем потомкам подобной формы, между

тем в опытах Штандфусса и Фишера аберративные изменения были унаследованы не более как 10% потомков. Все это говорит скорее за то, что в случае аббераций мы имеем нечто отличное от мутаций, и быть может, они относятся к особой группе модификаций, к так называемым «длительным модификациям», с которыми мы скоро познакомимся.

У многих видов бабочек описывались не раз и настоящие мутации, сохранявшие при размножении, а также при скрещивании с нормальными формами постоянство в течение ряда поколений. Сюда относятся меланистические формы *Aglia tau*, исследованные Штандфуссом (72), а также ряд других меланистических мутаций у различных бабочек, сводку относительно которых дал Гершлер (33). Наиболее интересно здесь то, что при скрещивании такой мутации с исходной формой доминирует окраска не исходной формы, а мутации. Однако признание последних за таковые основывается большею частью на косвенных данных, а не на прямом наблюдении и хотя это очень вероятно, но все же не может считаться окончательно доказанным.

Чрезвычайно большое число мутаций известно, наконец, еще у одного насекомого — у американской плодовой мухи *Drosophila melanogaster* (*ampelophila*), с которой уже в течение более чем 10 лет работает Морган и ряд его учеников, при чем именно благодаря этим исследованиям удалось установить ряд важных фактов относительно механизма менделистической наследственности (62).

Первоначально в культурах Моргана появилась мутация этой мухи, имевшая вместо нормальных красных белые глаза (57). Затем он получил две мутации, отличавшиеся общей окраской тела: вместо серого цвета, присущего обыкновенной *Drosophila melanogaster*, одна из них имела желтый цвет, другая черный (58). Появившиеся вскоре после этого новые мутации отличались уже размерами крыльев: у одной крылья были совсем рудиментарны, у другой только меньше нормальных — «миниатюрны» (59). Вслед затем число новых мутаций стало быстро увеличиваться: вскоре удалось получить несколько новых мутантов, отличающихся цветом глаз (60), а затем и другими самыми различными особенностями, так что в настоящее время известно уже до 300 подобных форм. Список всех этих мутаций дан в приложении к немецкому переводу последней книги Моргана Нахтсгеймом (63).

Относительно этого случая мутационной изменчивости следует отметить еще несколько специальных пунктов. — Во-первых, здесь так же, как и в опытах с энотерами, мутации не только получались от нормальных мух, но и от других мутаций. Так например, в 1911 году появилось несколько экземпляров *Drosophila*, имевших вместо нормальных красных белые глаза. Через год в происшедшей от них культуре появился экземпляр, имевший глаза цвета эозина, а в 1914 году в эозиновой культуре возникла опять белоглазая мутация. Во-вторых, и здесь большинство полученных первоначально мутаций при скрещивании

с обыкновенными *Drosophila* вели себя, как рецессивные формы, что, как мы уже знаем, характерно и для большинства известных до сих пор мутационных форм, но затем удалось получить и ряд доминантных мутаций. Наконец, попытка Моргана увеличить число мутаций, воздействуя на исходные формы эфиром и другими агентами (61), не увенчалась заметным успехом, так что здесь, повидимому, нет такой тесной зависимости между воздействиями внешней среды и мутационною изменчивостью. Что же касается до внутренних причин, от которых, повидимому, зависит эта изменчивость у *Drosophila*, то мы остановимся на этом в следующей главе.

Кроме насекомых мутации известны в настоящее время и у высших представителей животного царства, именно у позвоночных — конечно, главным образом, у тех, которые служат обычными объектами разведения для опытов по наследственности. Мы остановимся здесь лишь на мутациях у обыкновенной мыши, которые изучены наиболее тщательно.

Как известно, у этого вида, подобно многим другим домашним животным, наблюдается большое количество различных цветовых рас (белых, черных, бурых, желтых и др. мышей), которые послужили одним из главных объектов для выяснения законов менделистической наследственности, почему и состав всех этих рас из определенных наследственных факторов изучен теперь лучше, чем у какого-либо другого из высших животных¹⁾. Гагедурн, которому принадлежит одна из наиболее обстоятельных работ в этой области (36), наблюдал при своих опытах несколько раз и появление новых цветовых рас мыши мутационным путем.

Так, первый раз он столкнулся с внезапным появлением черных мышей в чистой серой культуре (35). Тщательный анализ этого случая показал, что это произошло благодаря мутации, при чем первоначально она возникла в гетерозиготном виде и была благодаря этому незаметна, а затем, благодаря скрещиванию подобных экземпляров, приобрела чистый гомозиготный характер. Серый цвет у грызунов вызывается особым фактором *G*, черный возникает, как предполагали раньше в согласии с теорией «присутствия-отсутствия», при его отсутствии: значит, серые мыши являются *GG*, черные же (по отношению к ним рецессивные), суть *gg*. Таким образом, в опытах Гагедурна первоначально возникли мутационным путем серые по внешности, но гетерозиготные формы строения *Gg*, а при их скрещивании друг с другом появились благодаря расщеплению и чисто рецессивные формы строения *gg*, т. е. черные мыши. Словом, здесь имело место то же, что наблюдалось, например, Бауром у растений (см. выше стр. 162).

Гагедурн вообще считает, что подобный порядок есть нормальный способ возникновения мутаций, появление же их сразу в чистом гомо-

¹⁾ См. «Наследственность», глава V.

Именн. и методы ее изуч.

зиготном виде мало вероятно, так как при этом должны встретиться при оплодотворении две половых клетки, подвергнувшиеся одинаковой мутации, что может быть лишь как очень редкое исключение, обычно же встречаются измененная клетка с неизменной, почему и получаются первоначально гетерозиготные формы.

Несколько позже (36) Гагедурн наблюдал и другие случаи появления у мышей новых цветовых мутаций, связанные с переходом в рецессивное состояние других факторов окраски: например, фактора *F*, при чем животные строения *ff* оказались серебристыми, или фактора *B*, что обусловило появление желтых мышей. Затем Литтлем (18) было описано три новых цветовых же мутации мыши: серой с белым брюхом, бурой с розовыми глазами, а также бурой, произошедшей благодаря подавлению фактора черного цвета. Недавно Детлефзон (21) описал еще одну новую цветовую мутацию мыши: как бы стоящую по середине между окрашенными и альбиносическими формами.

Однако мутационная изменчивость у мыши распространяется не только на окраску, но и на особенности структурного характера. Так, Аллен (1) описал мышью, совершенно лишенную волосяного покрова и появившуюся, повидному, путем мутации. Плате (68) наблюдал у мышей мутации с изогнутым вместо нормального прямого хвостом. Ланг (46) сообщает об опытах разведения короткохвостых и бесхвостых мышей, возникших также путем мутации, при чем совершенно бесхвостые оказались в то же время и совершенно бесплодными. Линч (53) получил мутацию мыши с короткими ушами и т. д.

Подобные же мутации описывались и у некоторых других млекопитающих, кроме мышей. Укажем хотя бы, например, на две новые цветовые расы крысы, описанные Кэстлем (15), на разбросанные в литературе данные о бесхвостых кошках или собаках, передававших эти особенности потомству, и т. д. Разбор всех этих случаев уже не входит здесь в нашу задачу.

Чтобы покончить с обзором распространения мутационной изменчивости, нам нужно сказать еще несколько слов о мутациях у микроорганизмов. За последнее время чрезвычайно много таких мутаций было описано у бактерий, трипанозом и некоторых других простейших, у низших грибов и т. д. Не приводя относящихся сюда многочисленных работ, укажем лишь на сводки Мюллера о мутациях бактерий (64) и Добелля о мутациях у трипанозом и бактерий (22) где приведена и относящаяся сюда литература.

Чрезвычайно интересно, что у многих из подобных форм эти мутации удавалось вызвать искусственно, действуя на культуры таких микроорганизмов различными внешними воздействиями — например, слабым раствором ядовитых веществ и т. д. (см. напр. работу Вольфа об этом у бактерий (90) и др.). Однако и здесь, повидному, внешние влияния, большей частью, лишь усиливали имевшуюся уже налицо

мутационную изменчивость, а не создавали ее совершенно вновь. Это видно хотя бы по прекрасному исследованию Шиманн над мутационной изменчивостью у грибка *Aspergillus niger* (70). Она наблюдала у него мутации и при нормальных условиях, при чем мутанты составляли в этом случае около 0,5% общего числа форм. Однако под влиянием измененных условий, например, температуры, хромовых солей и т. д., число измененных форм заметно увеличивалось и достигало в среднем около 2%.

Впрочем, во многих из этих случаев более чем вероятно, что дело шло вовсе не о мутациях, а об особом виде модификаций, получивших название *длительных модификаций*. Это понятие установлено Поллосом в работе о мутациях у инфузорий (41). Кроме настоящих мутаций, которые он наблюдал здесь лишь однажды, он сталкивался у этих форм гораздо чаще с изменениями, казавшимися с первого взгляда наследственными, но сохранявшимися лишь в течение нескольких поколений, а затем все же исчезающими. Отсюда он заключает, что кроме вполне наследственных мутаций, возникающих независимо от влияний среды, и простых модификаций, которые исчезают по окончании раздражения, т. е. в ближайшем же поколении, существуют еще и длительные модификации, которые по существу также ненаследственны, но будучи вызваны более сильными раздражителями, сохраняются все же в течение нескольких поколений и при нормальных условиях. По мнению Поллоса многие мутации, описанные у низших грибов и бактерий, особенно, если они возникли под непосредственным влиянием какого-нибудь раздражителя и не были затем прослежены в течение ряда поколений, являются в сущности отнюдь не настоящими мутациями, а лишь такими длительными модификациями, не связанными с изменением генотипической структуры (42).

Эта точка зрения чрезвычайно важна не только для установления истинных мутаций, но и для вопроса о наследственности приобретенных свойств в применении к эволюции организмов, тем более, что понятие «длительных модификаций», как мы видели выше, может быть распространено и на многие высшие организмы, например, на случаи так называемых «аббераций» у бабочек (см. стр. 174).

Резюмируя все изложенное в этой главе, мы приходим в конце концов к следующим заключениям. Наравне с обычной индивидуальной *изменчивостью*, или *модификациями*, в природе наблюдается и другой вид изменчивости, именно *изменчивость мутационная* — мутации. Хотя она встречается в общем значительно реже первой, но все же пользуется широким распространением, будучи известна у представителей как животного, так и растительного царства и даже у микроорганизмов. По существу мутации являются внезапными изменениями генотипа, притом происходящими без участия скрещивания, что отличает их от другого вида преры-

вистой изменчивости, именно от комбинаций. От модификаций мутации отличаются, главным образом, своей наследственностью в течение ряда поколений, тогда как обыкновенные модификации, как мы знаем, вообще ненаследственны, а особый вид длительных модификаций, куда относятся многие изменения микроорганизмов и, вероятно, многие другие случаи, сохраняются у потомства лишь в течение нескольких поколений, а затем все же исчезают. Это обстоятельство, т. е. наследственность, придает явлению мутаций групповой характер, так как благодаря этому всегда возникает целая группа особей — новый биотип, что также резко отличает мутационную изменчивость от обычной индивидуальной. Де Фриз предполагал, что появление мутаций приурочено обыкновенно к особому мутационному периоду в жизни каждого вида, однако существование последнего не находит себе подтверждения во многих случаях мутационной изменчивости. Что же касается до участия внешних факторов в появлении мутаций, то, по видимому, им здесь принадлежит сравнительно второстепенная роль, при чем они лишь усиливают или ослабляют уже имеющуюся налицо мутационную изменчивость, главная же роль в вызове к жизни мутаций принадлежит, безусловно, внутренним факторам, скрытым в самих организмах. В чем могут состоять такие внутренние факторы, мы увидим в следующей главе.

Мутации (1).

... и ...
... — «См. об этом»
... *Oenothera lamarckiana* ...
... — Гипотеза ...
... изменчивости

В предыдущей главе
... в коснулись
... мутации; теперь нам сле
... явления, играю
... нас удобнее преднар
... зности, которая та
... ительно от скрещ
... и для них су
... комбинационная
... что скрещивание
... образуя иногда
... вполне совершенно
... давало. Случай эт
... влялись прежде.
... более осторо
... не менее сущно
... на них не был про
... Мы не можем,
... последних, что к то
... только лишь, что
... не первый
... к первому
... «Наследственность»

ГЛАВА VII.

Мутации (продолжение) и комбинации.

Законы Менделя и комбинативная изменчивость. — Примеры комбинаций. — Мутации и комбинация. — «Спор об энотерах». — Скрещивания энотер и попытки искусственного получения *Oenothera lamarckiana*. — Отношения в хромосомах у мутантов последней. — Гипотеза идентичных мест Моргана. — Внутренние факторы мутационной и комбинативной изменчивости. — Гомологичные ряды в наследственной изменчивости.

В предыдущей главе мы разобрали ряд случаев мутационной изменчивости и коснулись вопроса о внешних факторах, вызывающих мутации; теперь нам следует перейти к выяснению внутренних причин данного явления, играющих здесь, повидимому, главную роль. Однако для нас удобнее предварительно остановиться еще на одном виде изменчивости, которая также носит групповой характер, но зависит исключительно от скрещивания, почему эти случаи следует отделять от мутаций и для них существует особое название, именно *комбинации* или *комбинативная изменчивость*.

Что скрещивание не только сглаживает резкие различия исходных форм, образуя иногда переходы между ними, но и нередко вызывает появление совершенно новых признаков и особенностей, было известно уже давно. Случаи этого рода, когда они особенно бросались в глаза, обозначались прежде, как «атавизм», «реверсия», или же к ним применялся более осторожный термин «новообразований при скрещивании». Тем не менее сущность всех этих явлений оставалась неясной, пока на них не был пролит полный свет открытием *законов Менделя*.

Мы не можем, конечно, давать здесь исчерпывающее изложение последних, что к тому же уже сделано нами в другом месте ¹⁾. Напомним лишь, что из закономерностей, установленных Менделем, наиболее важны не первый закон или лучше *правило преобладания*, относящееся к первому поколению помесей или гибридов, а второй закон —

¹⁾ «Наследственность», глава IV и V.

закон расщепления — и тесно связанная с ним третья законность — закон независимости или самостоятельности признаков, которые управляют судьбой второго, третьего и др. поколений помесей. Согласно правилу преобладания, из которого известны и некоторые исключения, в первом поколении помесей сохраняются лишь некоторые особенности, носящие название *доминирующих*, противоположные же им — *рецессивные* — исчезают. Закон расщепления же гласит, что, начиная со второго поколения гибридов появляются как доминантные, так и рецессивные формы в определенном численном соотношении (3 : 1). Наконец, согласно закону независимости каждая пара признаков ведет себя при расщеплении так, как будто бы других кроме нее не было.

Конечно, если мы имеем дело с самым простым случаем менделистической наследственности, именно со *случаем моногибридов*, когда все различие между исходными, смешивающимися формами заключается в какой-нибудь одной особенности, то закон независимости признаков не играет никакой роли, точно так же как не возникает при этом и никаких новых комбинаций. В самом деле, если скрещивается, как в опытах Менделя, желтый и зеленый или круглый и морщинистый горох или же, например, серая и белая, либо серая и черная мыши, то в первом поколении все особи имеют доминирующий признак (желтый цвет, круглая форма у горохов, серая окраска у мышей), а во втором поколении появляются такие же формы, как были исходные (желтые и зеленые или круглые и морщинистые горохи, серые и белые или серые и черные мыши и т. д.), при чем доминантных форм наблюдается в три раза больше, чем рецессивных.

Иные отношения имеют место в тех случаях, когда различие между исходными формами сводится к двум парам признаков, т. е. когда происходит так называемое дигибридное скрещивание или имеет место *случай дигибридов*. Если мы обозначим доминирующие признаки как *A* и *B*, а противоположные им рецессивные как *a* и *b*, то первое поколение, каковы бы ни были исходные формы (т. е. будет ли скрещиваться *AB* с *ab* или *aB* с *Ab* и т. д.), будет по правилу преобладания носить характер *AB*. Во втором поколении согласно закону расщепления произойдет появление особенностей *A* и *a*, *B* и *b* в отношении 3 доминантных на 1 рецессивную, но благодаря закону независимости признаков здесь все эти особенности будут комбинироваться друг с другом самым различным образом. Так, среди форм, имеющих признак *A*, будут формы и *B* и *b* (в отношении 3 : 1), точно так же как среди форм, имеющих признак *a*, будут формы и *B* и *b* (тоже в отношении 3 : 1). В результате подобного дигибридного скрещивания получается 4 группы форм: *AB*, *aB*, *Ab* и *ab*, отношение же их равно отношению 9 : 3 : 3 : 1.

То же самое имеет место в случае различия в трех особенностях, у *тригибридов*, или же когда исходные формы отличаются друг от

... трудно видеть, что и
... св на 3 кажды доми
... являющаяся рецессивная.

... 43. Скрещивание
... из коб черная дра

3 более простых. [3]
... на расщеплении.
Приведем однако
... На рис. 43
... свинки, из
... белый цвет

друга еще большим числом признаков (так называемые *полигибриды*). Если, например, скрещиваются, с одной стороны, форма с 3 доминантными особенностями ABC и форма, имеющая противоположные им рецессивные признаки abc , то первое поколение сохраняет целиком тип первой (т. е. ABC), во втором же происходит сложное тригибридное расщепление на 8 групп форм в следующем соотношении:

$$\begin{array}{cccccccc} ABC & - & aBC & - & AbC & - & ABc & - & Abc & - & aBc & - & abC & - & abc \\ 27 & : & 9 & : & 9 & : & 9 & : & 3 & : & 3 & : & 3 & : & 1. \end{array}$$

Не трудно видеть, что и здесь благодаря закону независимости признаков на 3 каждой доминантной особенности приходится одна соответствующая рецессивная, т. е. что этот сложный ряд распадается на

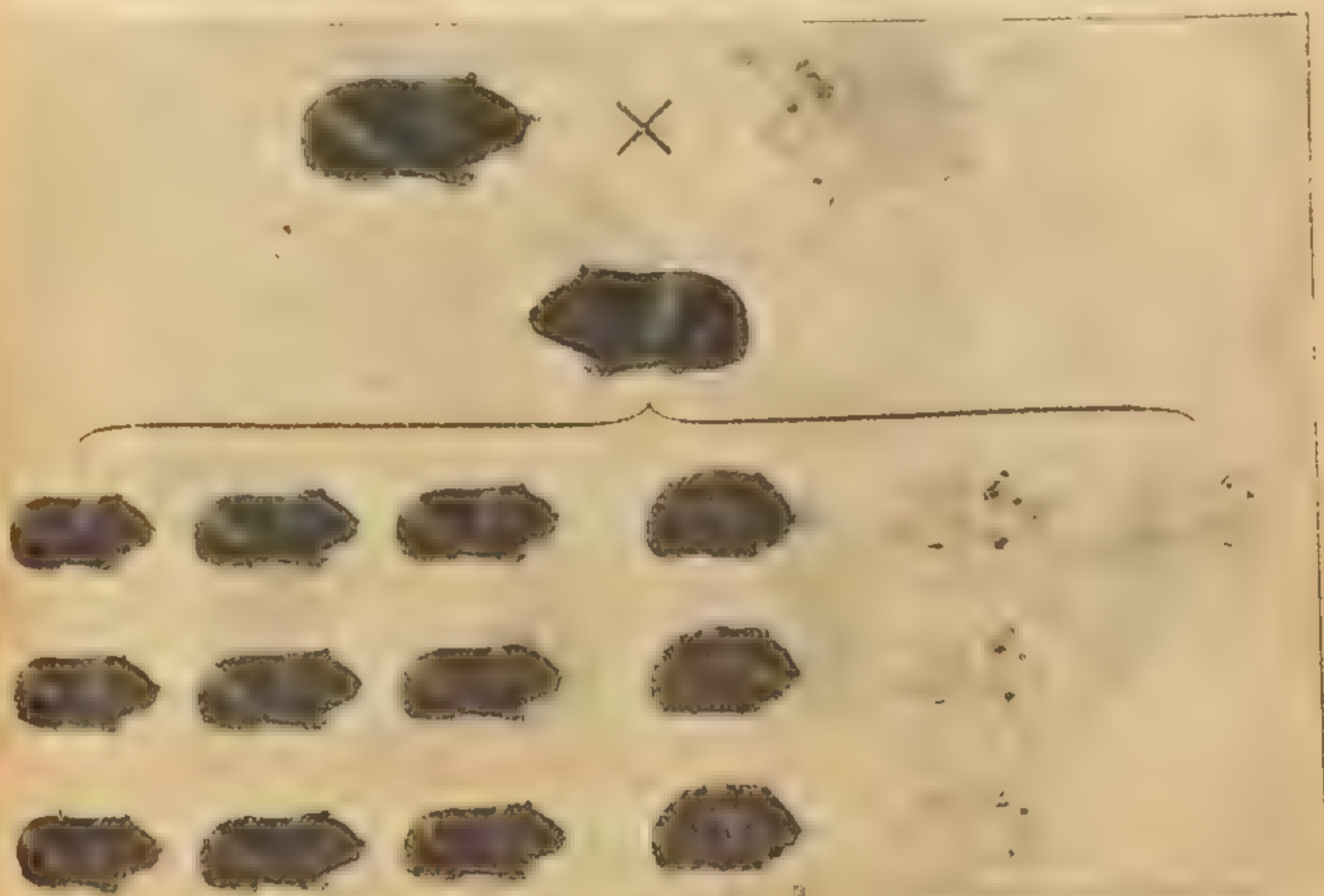


Рис. 43. Скрещивание двух рас морской свинки, отличающихся двумя парами признаков: черная окраска — белая окраска, короткая шерсть — длинная шерсть. Из Гольдшмидта (Wandelaar).

3 более простых: $[3A — 1a]$, $[3B — 1b]$, $[3C — 1c]$, вытекающих из закона расщепления.

Приведем однако несколько реальных примеров подобного рода скрещиваний. На рис. 43 изображено дигибридное скрещивание двух рас морской свинки, из которых одна имеет только доминантные особенности — черный цвет (A) и короткую шерсть (B), у другой же наблю-

даются рецессивные признаки—белый цвет (a) и длинная шерсть (b). В результате в первом поколении доминируют особенности первой (AB), во втором же происходит расщепление по формуле:

$$9AB + 3aB + 3Ab + 1ab$$

и появляются две новых формы, которых до сих пор не было, именно черная с длинной шерстью (Ab) и белая с короткой шерстью (aB). Это и будут «новообразования от скрещивания», как их называли прежде, или новые «комбинации», как их обозначают теперь.



Рис. 44. Скрещивание кур, отличающихся формой гребня: у исходных форм—гороховидный и венчиковидный, в первом поколении — ореховидный, во втором — ореховидный, венчиковидный, гороховидный и простой.—Из Гольдшмидта (Wandtafeln).

* Однако подобное новообразование или комбинация может появиться зачастую уже в первом поколении помесей, если там произойдет сосредоточение доминирующих особенностей, которые до того были рассеяны по разным производителям. Как раз этот случай мы видим на рис. 44, изображающем скрещивание кур с различными гребнями. Из последних так называемый ореховидный гребень вызывается присутствием двух факторов или генов A и B . гороховидный и венчиковидный—каждый присутствием лишь одного или другого из этих факторов, и, наконец, простой гребень появляется тогда, когда ни одного из этих факторов

нет. Отсюда ясно, что при скрещивании формы с гороховидным и формы с венчикообразным гребнем (Ab и aB) в первом поколении, содержащем лишь доминирующие признаки, появляется ореховидный гребень (AB —первая комбинация), во втором же происходит расщепление в отношении 9 ореховидных (AB), 3 гороховидных (Ab), 3 венчикообразных (aB) и 1 простой (ab —вторая комбинация). Эти отношения и изображены на рис. 44.

Рис. 45 изображает случай тригибридного скрещивания у двух рас пшеницы, из которых одна (так называемая «сompactum») содержит подобно свинке на рис. 43 лишь доминантные особенности, т. е. является на языке букв ABC , у другой же (так называемая «квадратно-головая») имеются лишь рецессивные признаки, т. е. мы должны обозначить ее, как abc . Благодаря этому первое поколение целиком получает особенности первой расы, т. е. «сompactum», во втором же происходит тригибридное расщепление и кроме прежних форм (ABC и abc) появляется несколько новых комбинаций. Три из них изображены на нашем рисунке во втором ряду между типами, не отличающимися от исходных.

Наконец, на рис. 46 изображено так называемое тетрагибридное скрещивание, т. е. случай, когда исходные формы отличаются 4 парами признаков. Дело идет о двух расах ячменя, из которых одна на языке букв может быть обозначена, как $aBcd$, другая как $AbCD$, т. е. доминирующие особенности распределены здесь между обоими исходными формами. Благодаря этому уже формы первого поколения представляют из себя новую комбинацию $ABCD$, во втором же поколении происходит расщепление на 16 типов в следующем соотношении:

$$\begin{array}{cccccccccccccccc} \overline{ABCD} & - & ABCd & - & ABcD & - & \overline{AbCD} & - & aBCD & - & ABcd & - & AbCd & - & \\ 81 & : & 27 & : & 27 & : & 27 & : & 27 & : & 9 & : & 9 & : & \\ - & AbcD & - & aBCd & - & aBcD & - & abCD & - & Abcd & - & \overline{aBcd} & - & abCd & - & \\ : & 9 & : & 9 & : & 9 & : & 9 & : & 3 & : & 3 & : & 3 & : & \\ & & & & & & & & & - & abcD & : & abcd & & \\ & & & & & & & & & : & 3 & : & 1 & & \end{array}$$

Из этих 16 типов, которые изображены все на рис. 46, 13 являются совершенно новыми, т. е. новообразованиями или комбинациями.

Приведенные примеры показывают, каких важных результатов даже чисто практического свойства можно достигнуть скрещиванием. Конечно, создание новых комбинаций у чисто лабораторных животных, как мыши или морские свинки, лишено особого практического значения. Но этого отнюдь нельзя сказать про многие особенности сельскохозяйственных животных и растений. В частности среди новых форм, появившихся в результате тех скрещиваний, которые изображены на рис. 45 и 46, несомненно, имеются и такие, сохранение которых в

культуре должно представить и чисто практический интерес. Впрочем, такая чисто практическая сторона дела для нас здесь пока менее интересна, и мы отметим лишь, что при выведении новых пород животных



Рис. 45. Скрещивание двух рас пшеницы («compactum» и «square-head»), отличающихся тремя парами признаков: в верхнем ряду исходные формы и гибрид первого поколения (между ними), во втором — формы второго поколения.
Из Баура (Wandtafeln).

и растений знаменитые практики этого рода в роде Лютера Бёрбенка широко пользовались скрещиваниями и без всякого знакомства с законами Менделя. Открытие последних дало в руки современных селекцио-

Рис. 46. Скрещивание пшеницы с твёрдым и мягким хлебом. В первом ряду — исходные формы, во втором — гибриды первого поколения.

Благодаря составу элементов пшеницы можно выделить настоящие

неров в роде упомянутой выше свалефской школы в Швеции, Биффена в Англии, Фрувирта в Австрии и др. новое мощное орудие для их работы.

Несомненно также, что комбинативная изменчивость, примеры которой мы видели сейчас, играет немаловажное значение и в природе.

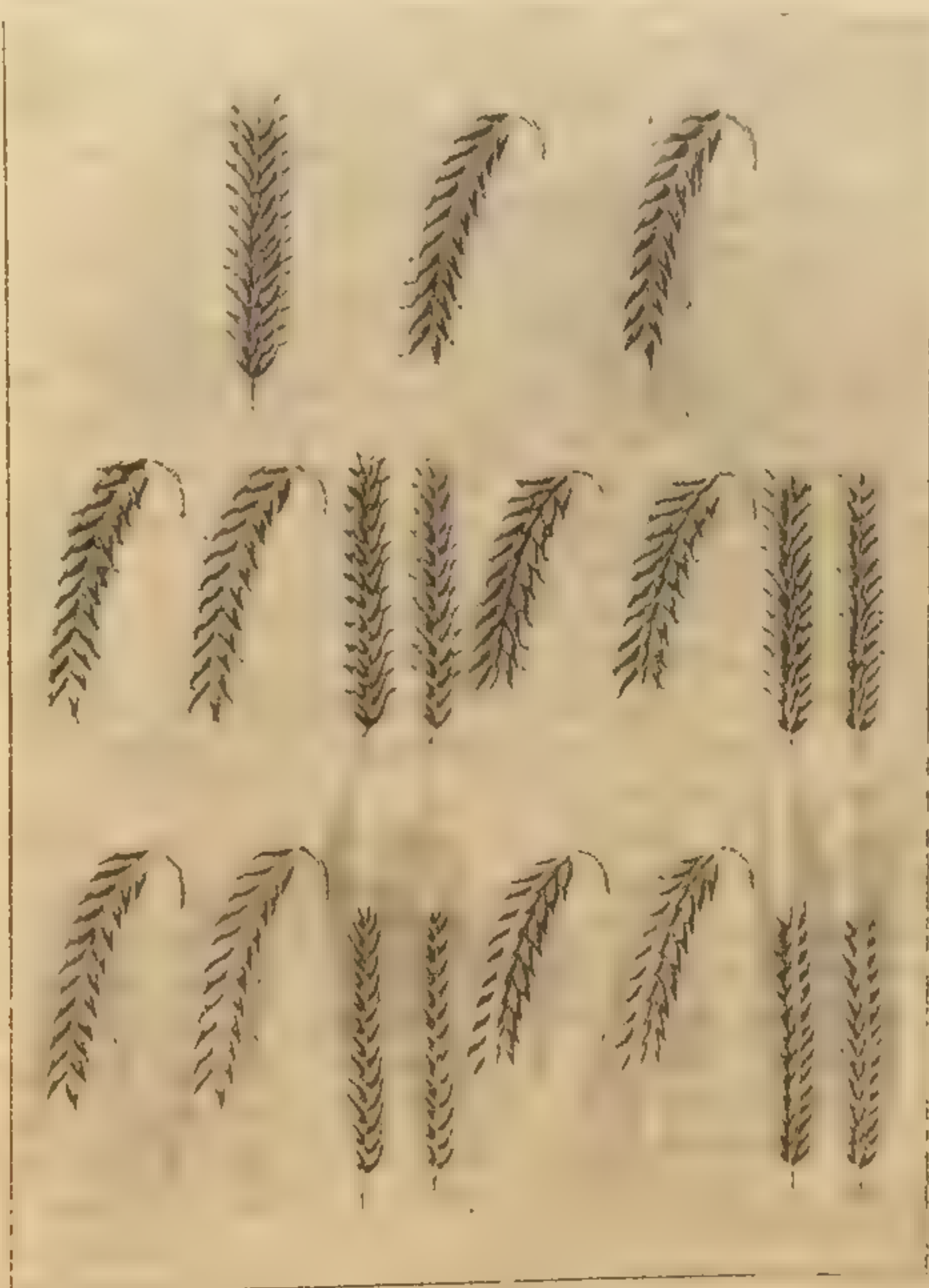


Рис. 46. Скрещивание двух рас ячменя, отличающихся четырьмя парами признаков: в верхнем ряду обе исходных формы и гибрид первого поколения (между ними), в среднем и нижнем ряду—16 форм второго поколения.
Из Баура (Wandtafeln).

Благодаря составу каждого хорошего или линнеевского вида из многочисленных низших систематических единиц (в роде упоминавшихся выше элементарных видов) между последними неизбежно должны происходить постоянные скрещивания, а в результате их появляться новые

формы благодаря образованию новых комбинаций из старых сочетаний наследственных факторов.

Если мы сравним теперь этот новый вид изменчивости, т. е. комбинации, с двумя разобранными нами раньше — именно с модификациями и мутациями, то увидим, что они гораздо ближе к последним. В самом деле, как мутации, так и комбинации характеризуются своею наследственностью (хотя бы частичной); которая совершенно несвойственна модификациям. В силу этого подобно мутациям новые комбинативные изменения носят всегда групповой характер. — Отличие комбинаций от мутаций состоит в том, что первые возникают всегда в результате скрещивания, чего ни в коем случае не должно быть при настоящей мутационной изменчивости. Кроме того мутации по большей части постоянны с самого первого момента своего возникновения, между тем большинство комбинаций так же расщепляется, как и производящие их формы, благодаря тому, что в состав каждого такого нового фенотипа обыкновенно входит несколько различных генотипов: одни из них имеют смешанное происхождение из различных гамет, почему в дальнейшем тоже расщепляются и называются гетерозиготными, другие, напротив, происходят из одинаковых гамет, далее не расщепляются и называются гомозиготными¹⁾. Впрочем, подбором всегда можно выделить из смешения подобных различных генотипов чистый, нерасщепляющийся тип, представленный лишь гомозиготными особями, и тогда подобная форма, если не произойдет нового скрещивания, может неограниченно долго разводиться в чистом же виде.

Однако было бы неправильно думать, что новые мутации разводятся далее всегда в постоянном виде, между тем новые комбинации должны расщепляться. Напротив, некоторые из подобных «новообразований при скрещивании» возникают всегда в чистом гомозиготном виде и далее разводятся без всякого расщепления, подобно настоящим мутациям. Именно таковы все чисто рецессивные формы, т. е. формы строения *ab* при дигибридном скрещивании, строение *abc* при тригибридном, *abcd* при тетрагибридном и т. д., так как они возникают всегда в гомозиготном виде и гетерозигот здесь быть не может. Благодаря этому в приведенных выше примерах свинки с белой и длинной шерстью (рис. 43), куры с простым гребнем (рис. 44), пшеница типа «square head» (рис. 45) и последний из типов ячменя, изображенных на рис. 46 во втором поколении гибридов, будут далее разводиться без всякого расщепления. Таким образом, постоянство вновь возникшей формы еще отнюдь не доказывает, что это мутация, а не комбинация, и все различие между теми и другими сводится всецело к доказанному отсутствию скрещивания в первом случае и его присутствию во втором.

¹⁾ Подробнее об этом см. в специальных изложениях законов Менделя — хотя бы в моей книге «Наследственность».

Несомненно, что в природе мутационная и комбинативная изменчивость действуют совместно, переплетаясь самым тесным образом друг с другом. — Предположим, например, что, как это имело место в опытах Моргана (58), у *Drosophila melanogaster* появляются две новых мутации: желтая и черная, при чем обе эти особенности рецессивны по отношению к серому цвету нормальной мухи. Последнее обстоятельство заставляет принять, что серый цвет *Drosophila* вызывается двумя факторами A и B , и с переходом одного из них (например A) в рецессивное состояние (т. е. в a) возникает желтая мутация, с переходом же другого (B в b) — черная мутация. Если скрестить теперь две последних формы друг с другом (aB и Ab), то в первом поколении появляются, как и в случае с гребнями кур, изображенном на рис. 44, только серые формы строения AB , во втором же поколении происходит дигибридное расщепление на четыре группы форм: $9AB — 3aB — 3Ab — 1ab$, из которых три первых нам уже знакомы, последняя же (чисто рецессивная) форма ab является новой комбинацией. Как показали опыты Моргана, это новообразование от скрещивания мутаций имеет бурую окраску.

Возьмем еще один пример, также близкий к действительности. Выше уже отмечалось, что у Гагедурна (35) от серых мышей получалась черная мутация, для чего фактор серого цвета (G) перешел в рецессивное состояние, а в опытах Литтля (48) от черных мышей произошли мутационным же путем мыши бурого или шоколадного цвета, что было связано с переходом в рецессивное состояние фактора черного цвета (C), который присущ и черным и серым мышам, но у последних подавляется присутствием фактора серого цвета (G). Таким образом, на языке менделистических символов серая мышь будет $CCGG$, черная мышь — $CCgg$, бурая мышь — $ccgg$. Предположим, что последняя произошла мутационным путем не от черной, а от серой мыши, и что черных мышей мы вообще не знаем. Что будет, если появляющаяся внезапно бурая мутация скрестится с ее серой исходной формой? В первом поколении будет, конечно, доминировать окраска серой мыши (CG), во втором же произойдет расщепление и получится 4 группы форм строения $CG — Cg — cG — cg$. Две средние формы в этом ряду будут новыми комбинациями и одна из них (Cg) будет иметь черный цвет, другая же (cG) — желтый или вернее золотисто-коричневый.

Мы видим на этих примерах, как вслед за появлением новой мутации число новых форм быстро увеличивается благодаря созданию новых комбинаций наследственных факторов в результате скрещивания такой мутации с исходной формой. Следовательно, у тех форм, которые подобно мыши, кролику и другим нашим домашним животным и растениям имеют много различных рас, нет никакой надобности допускать, что каждая из последних возникла путем самостоятельной мутации. Напротив, большинство из них появилось, вероятно, не мутационным

путем, а в результате скрещивания одной когда-то бывшей мутации с ее исходной неизменной формой. Если, например, предположить, что из тех двух форм ячменя, скрещивание которых изображает наш рис. 46, одна возникла из другой мутационным путем, то их скрещивание приводит к появлению 14 новых форм, каждая из которых легко могла дать путем подбора и выделения гомозиготных форм начало новой расе. Таков и был, вероятно, путь, которым и было получено наблюдающееся теперь многообразие пород у различных домашних животных и растений, чего подробнее мы коснемся в следующей главе.

Таким образом, кроме мутаций существует и другой вид наследственной изменчивости, именно комбинации. Последние всегда являются результатом скрещивания двух различных по своему наследственному составу форм, при чем в основе комбинативной изменчивости лежат открытые Менделем законы преобладания, расщепления и независимости признаков. Присоединяясь к мутационной изменчивости, комбинативная сильно увеличивает число форм, произошедших мутационным путем. Наконец, как видно из всего изложенного выше, при возникновении новых комбинаций играют роль лишь внутренние факторы, внешние же лишены здесь какого бы то ни было значения.

Установление факта широкого распространения комбинаций, как особого вида изменчивости, явилось результатом вторичного открытия законов Менделя, которые были установлены их автором еще в 1865 году, но были в свое время забыты и стали достоянием науки лишь с 1900 года. Таким образом, установление обоих видов групповой изменчивости — мутационной и комбинативной — приблизительно совпадает друг с другом ¹⁾. В ближайшие после этого годы благодаря работам целого ряда лиц механизм менделистической наследственности и тем самым комбинативной изменчивости был выяснен достаточно подробно, между тем в вопросе о мутациях и их происхождении многое оставалось неясным. И вот под влиянием стремления свести менее известное и ясное к более изученному была сделана попытка свести и описанные де-Фризом случаи мутационной изменчивости, которые в то время только и знали, к комбинациям, т. е. объяснить своеобразные явления у *Oenothera Lamarckiana* когда-то бывшим скрещиванием. Впервые эта мысль была выдвинута Бэтсоном в его первом труде о различных случаях менделистической наследственности (5), а затем к ней присоединились в специальных сводках по эволюционной теории Лотси (49) и Плате (67), так что идея эта получила довольно широкое распространение.

Заметим, что в настоящее время, когда мы знаем кроме случая энотер чрезвычайно большое количество других мутаций, с которыми

¹⁾ Самый термин «комбинации» был предложен независимо друг от друга Бауром и Шянецем в 1910 году.

мы уже познакомились в прошлой главе, этот взгляд ни в коем случае не может поддерживаться по отношению к мутационной изменчивости в ее целом. Напротив, открытие мутаций в чистых линиях, а также при вегетативном размножении, где не могло быть, конечно, и речи об участии скрещивания (см. разобранные в предыдущей главе исследования, главным образом, Поганисена (39, 40), а также и других исследователей) доказывает с полной несомненностью, что мутации, действительно, существуют, как таковые, без всякого участия когда-то бывшей гибридизации и смешения различных наследственных масс.

Однако это обстоятельство отнюдь не исключает возможности, что тот или иной случай, принятый нами первоначально за мутацию, при ближайшем изучении окажется отнюдь не мутацией, а комбинацией, если будет доказано при этом участие скрещивания. Следовательно, раз возникают подобного рода сомнения в частности по отношению к *Oenothera Lamarckiana*, то они должны быть тщательно проверены, прежде чем будет принята та или иная возможность. Впрочем, *Oenothera Lamarckiana*, как единичный случай, важна для нас в этом отношении не сама по себе, а благодаря тому, что завязавшийся «спор об энотерах» поставил на очередь вопрос о внутренних причинах мутационной изменчивости.

Итак, было высказано предположение, что мутационная изменчивость у *Oenothera Lamarckiana* возникла в результате тех скрещиваний, которым подверглись предки этой формы. Что в подобном допущении нет ничего невероятного, показывает следующий опыт, проделанный Тоуэром (80). Он перенес в 1905 году на изолированный островок в Мексике по 20 экземпляров трех видов *Leptinotarsa*: именно *L. decemlineata*, *L. oblongata* и *L. signaticollis*, при чем предварительно убедился, что эти виды там не встречаются. В первом же поколении гибридов между этими видами, которые сейчас же появились на острове, оказались формы, промежуточные между ними, а затем как их, так и чистые формы совершенно вытеснил сложный полигибрид, соединивший в себе признаки всех трех видов. В 1908 году Тоуэр перевез его в Чикаго, где он стал разводиться в чистом виде, но постоянно отщеплял от себя 2—3% несходных с ним форм, которые можно было бы легко принять за мутантов, если бы не знать, что данная форма имеет гибридное происхождение и должна поэтому расщепляться. На основании подобных опытов Тоуэр относится очень скептически к тому толкованию, которое дал явлениям у энотер де Фриза, и, напротив, считает, что «мутационный период в той форме, как его описывает де Фриз у *Oenothera Lamarckiana*, можно считать изменчивостью, которая следует за сложными скрещиваниями»¹⁾.

¹⁾ Напомним, что в то же время Тоуэр описал ряд настоящих мутаций у *Leptinotarsa* (см. выше стр. 169), так что это заключение относится им только к случаю энотер.

Однако такое заключение есть не более как возможность. Для того же, чтобы окончательно или доказать или опровергнуть ее, необходимо идти одним из двух путей: или чисто аналитическим, изучив самым внимательным образом скрещивания *Oenothera Lamarckiana* и ее мутантов и установив таким образом их наследственный состав, или же синтетическим, попытавшись создать растение с особенностями этого вида путем скрещивания близких видов. Оба эти пути, как мы сейчас увидим, и были использованы для решения данного вопроса.

Что касается до скрещивания энотер, то они отличаются чрезвычайной сложностью и запутанностью и по этому вопросу существует целая литература. В виду того, что для изложения его со всеми деталями потребовалось бы слишком много места, мы остановимся здесь лишь на самом главном.

Уже де Фриз во втором томе своей «Мутационной теории», специально посвященном учению о скрещиваниях (83), должен был отметить резкое различие между скрещиваниями энотер, с одной стороны, и обыкновенными скрещиваниями, следующими законам Менделя, с другой. Он объясняет это тем, что по законам Менделя наследуются лишь регрессивные и дегрессивные свойства, т. е. особенности разновидностей, тогда как прогрессивные мутации и вообще элементарные виды при взаимном смешении дают постоянных гибридов¹⁾.

Как бы то ни было, при скрещивании мутантов энотеры как с исходной формой, так и друг с другом де Фриз наблюдал первоначально отношения, прямо противоположные тем, которые имеют место в случаях менделистической наследственности: в первом поколении здесь обыкновенно имело место многообразие гибридов, распадение или, если угодно, расщепление их на несколько типов, во втором же и следующих поколениях эти типы оставались постоянными и более не расщеплялись. В частности, если скрещивается *Oenothera Lamarckiana* и мутант, то первое поколение помесей, по наблюдениям де Фриза, диморфно и распадается на оба родительских типа, если же скрещиваются два различных мутанта, то оно триморфно, так как в потомстве появляются кроме этих двух типов и типичные *Oenothera Lamarckiana*. Что касается до числового отношения получающихся при этом форм, то оно довольно непостоянно и подвержено сравнительно большим колебаниям, при чем более сильные формы, в роде хотя бы *Oen. gibbinervis*, появляются обыкновенно в значительно большем числе, чем слабые мутации, как *Oen. scintillans*, *oblonga* и др.

Дальнейшие исследования по тому же вопросу позволили де Фризу во многом дополнить эти наблюдения, и теперь в своем последнем

¹⁾ В настоящее время подобная точка зрения уже не может более поддерживаться—см. «Наследственность», глава VII.

большом произведении о групповом видообразовании (85) он делит уже все мутационные скрещивания, т. е. скрещивания мутантов (исходной формой или друг с другом, на 4 группы. К первой из них принадлежит *Oenothera lutea* — единственная форма, признаваемая теперь де Фризом за настоящую прогрессивную мутацию: при скрещивании с другими видами она дает совершенно нерасщепляющихся постоянно-промежуточных гибридов. Ко второй группе относится тоже одна только форма, именно *Oenothera brevistylis* (ни разу не возникавшая в его культурах путем мутации и принимаемая за таковую лишь на основании косвенных соображений): при ее скрещиваниях как с *Oenothera Lamarckiana*, так и с другими мутантами наблюдается типичное менделистическое расщепление во втором поколении помесей, при чем особенности *brevistylis* носят рецессивный характер. Все остальные достаточно изученные в этом отношении мутанты энотеры принадлежат к двум последним группам, при чем для обеих характерно отмеченное уже раньше де Фризом расщепление в первом поколении гибридов при большем или меньшем постоянстве их во всех следующих. Однако для одних из этих мутантов при наличии расщепления в первом поколении все же не исключена возможность расщепляться и во втором согласно законам Менделя (третья группа мутантов или «наполовину менделирующие» мутанты — *Oenothera rubrinervis*, *Oen. panella*), тогда как другие никогда во втором поколении не расщепляются (четвертая группа или «не менделирующие» мутанты — *Oen. lata*, *-scintillans*, *oblonga*). Таким образом, все эти отношения гораздо сложнее, чем это казалось сначала.

Вслед затем де Фризу удалось установить, что своеобразие скрещиваний *Oenothera Lamarckiana* распространяется и на те случаи их, когда эта форма скрещивается с другими близкими к ней видами того же рода (например, с *Oenothera biennis*, *muricata*, *hookeri*, *cruciata* и другими). Наиболее интересно то, что при этом опять так же наблюдается еще в первом поколении гибридов расщепление на два типа, которые затем более или менее сохраняют постоянство в следующих поколениях. Однако при этом возникают уже не старые типы, как при скрещивании энотер с ее мутантами, а обыкновенно два новых, которые де Фриз называет *Oenothera hybrida laeta* и *Oenothera hybrida velutina*¹⁾. Из этих форм или «двойников», как часто также называет их де Фриз, одна, именно *laeta*, довольно близка к *Oenothera Lamarckiana*, хотя и отличается от нее некоторыми особенностями, другая, т. е. *velutina*, напротив, ближе по своим признакам к другому смешивающемуся виду. Сообразно с этим *Oenothera laeta* довольно однотипна даже при различных скрещиваниях, тогда как характер у *velutina* меняется в зависимости от того, к какому виду принадлежала другая

¹⁾ Более редко возникают два других гибридных типа, обозначаемые де Фризом, как *denpa* и *laxa*.

исходная форма. Подобные формы сохраняют далее свое постоянство в следующих поколениях, т. е. здесь в общем происходит приблизительно то же самое, что и при типичных мутационных скрещиваниях (главным образом, в третьей и четвертой группе мутантов).

Чрезвычайно оригинальны и скрещивания некоторых других видов из рода *Oenothera*, особенно в случае так называемой *гетерогамии*, когда мужские и женские половые клетки, в отличие от большинства случаев, передают потомству различные особенности. Так, при скрещивании *Oenothera biennis* и *muricata*, если роль женского растения играет *biennis*, гибриды более сходны с *muricata*, при обратном же или реципрокном скрещивании они напоминают более *biennis*. Еще своеобразнее при этом так называемые двойные реципрокные гибриды, получающиеся от скрещивания двух таких обратных гибридов друг с другом и обыкновенно почти не отличимые от одной из исходных форм, т. е. или от *biennis* или от *muricata*. Обозначая буквой *B* — *Oenothera biennis* и буквой *M* — *Oenothera muricata* и ставя на первое место символ материнского растения, а на второе отцовского, все эти оригинальные отношения можно изобразить таким образом:

$$\begin{array}{ll} B \times M \dots \text{близка к } M & M \times B \dots \text{близка к } B \\ (M \times B) \times (B \times M) = M & (B \times M) \times (M \times B) = B \end{array}$$

т. е. у двойных реципрокных гибридов центральные буквы не оказывают уже никакого влияния.

Чем же вызываются все эти своеобразные отношения, которые позволили де Фризу с полным правом сказать, что «группа энотер резко выделяется среди других растений не только процессом мутирования, но и своеобразными отношениями при скрещиваниях»? Выше уже было отмечено, что согласно последним воззрениям де Фриза вступление организма в мутационный период вызывается переходом его пангенов в особое так называемое «лабильное» состояние. Это же самое, т. е. присутствие лабильных пангенов, по его мнению, вызывает своеобразное явление расщепления в первом поколении гибридов. Он различает три состояния пангенов: активное, неактивное и лабильное. При чем, если при скрещивании происходит встреча активного и неактивного пангена, то расщепление совершается во втором поколении, если же встречаются неактивный и лабильный панген, то в первом. Присутствие лабильных пангенов не только у *Oenothera Lamarckiana*, но и у близких к ней видов того же рода доказывается по де Фризу тем, что спорадические мутации вслед за *Oenothera Lamarckiana* были обнаружены частью им самим, частью другими исследователями (Стомпсом, Дэвисом, Гэтсом и друг.) и у некоторых других энотер (например, у *Oen. biennis*, *grandiflora*, *muricata* и т. д.). Эти именно данные заставили в частности и Стомпса (73) признать,

что мутационная способность у *Oen. Lamarckiana* древнее последней, почему ее ни в коем случае нельзя объяснять гибридизацией.

По поводу этой гипотезы де Фриза можно повторить здесь то же, что выше было сказано об объяснении наступления мутационного периода переходом пангенов в лабильное состояние, т. е. что это отнюдь не объяснение мало понятного явления, а простое описание его на языке чисто спекулятивных понятий. Лабильное состояние вызывает расщепление в первом поколении, а о нем мы судим именно по последнему явлению—получается *circulus vitiosus*, который отнюдь не делает для нас яснее эти запутанные отношения, и они вызываются, очевидно, какими то иными причинами.

В частности недавно Аткинсон (2,3) описал расщепление на 3 или на 4 типа в первом поколении и гибридов между *Oenothera lutea* и *Oen. rufopurpurea*, между тем у этих видов мутации пока не наблюдались, следовательно, и о лабильном состоянии их пангенов можно судить лишь по наличности расщепления в первом поколении гибридов.

Вслед за де Фризом скрещивания энотер изучались и некоторыми другими исследователями, которые в общем подтверждали правильность его наблюдений о существовании нескольких типов, на которые можно разбить все эти скрещивания. В одной из последних по времени появления сводке по этому вопросу, принадлежащей Гэтсу (30), этот автор различает приблизительно те же группы скрещиваний у энотер, как и де Фриз, дополняя их некоторыми новыми подробностями, выясненными другими исследователями. Сюда относится, например, наличность менделистического расщепления не только при скрещивании *Oenothera brevistylis*, но и новой мутации *rubricalyx*, полученной и специально изученной Гэтсом, при чем скрещивания этой формы с *Oen. grandiflora* окончательно убедили последнего, что «гибридизация и мутация — совершенно независимые друг от друга явления» (29). Однако изучение этого вопроса привело некоторых других исследователей к совершенно противоположному взгляду и среди них особенно должны быть отмечены работы Дэвиса. Гериберта-Нильссона и Реннера.

Дэвис произвел сам довольно много скрещиваний различных энотер друг с другом и пришел к заключению, что *Oenothera Lamarckiana* является скорее всего гибридом, тем более, что этот вид вообще не встречается в диком состоянии в Америке и, вероятно, возник в Европе, когда другие виды энотер были завезены туда. Для доказательства этого предположения им был предпринят ряд опытов, гибридной природы этого растения им был предпринят ряд опытов, при чем он пытался создать эту форму синтетически, скрещивая для этого два наиболее обыкновенных вида энотер — *Oenothera biennis* и *Oen. grandiflora* (18). Уже в первом поколении таких помесей, а затем и в следующих поколениях их ему удалось получить растения, довольно похожие по некоторым своим особенностям на типичных

Lamarckiana, хотя о полном совпадении всех признаков здесь все же не могло быть и речи.—Удачнее, согласно последним сообщениям этого автора (19, 20), оказалась его новая попытка получить таких искусственных *Oenothera Lamarckiana*, когда он скрестил *Oen. biennis* с другим видом, именно с *Oen. franciscana*. Уже во втором поколении их гибридов возникла форма (которую Дэвису удалось развести и дальше), удивительно похожая по всем особенностям на типичных *Lamarckiana*, почему он и дает ей название—*Oenothera neo-lamarckiana*. Для полной аналогии с настоящими энотерами Ламарка последняя должна была бы давать таких же мутантов и обнаруживать своеобразные отношения при скрещивании с другими видами. Однако форма эта получена столь недавно, что эта сторона вопроса остается пока открытой, тем более, что *Oen. neo-lamarckiana*, как всякий новый гибрид, находится еще в состоянии расщепления. Во всяком случае считать вопрос окончательно решенным на основании одного внешнего сходства было бы преждевременно, тем более что Дэвис скрещивал такие виды энотер, которым самим свойственна мутационная изменчивость.

С иной стороны подходит к этому вопросу в своей чрезвычайно обстоятельной работе Гериберт Нильссон (37). Он считает вопрос о том, представляет ли из себя *Oenothera Lamarckiana* гибрид или нет, гораздо менее важным и существенным, чем другой—именно, является ли она элементарным видом или сборным, т. е. полиморфным, на что до него не обращали совсем внимания. Изучение изменчивости у этой формы привело его к убеждению, что *Oen. Lamarckiana* отнюдь не элементарный вид, так как в пределах его легко можно обнаружить ряд наследственных различий, свойственных различным чистым линиям этой формы. Так как эти различия касаются как раз тех особенностей, которыми мутанты энотеры отличаются друг от друга и от исходной формы, то невольно является сомнение, не представляют ли собою последние различные новые комбинации из этих наследственных свойств.

И, действительно, путем дальнейшего разведения бывшей в его распоряжении формы Гериберту Нильссону удалось получить ряд новых типов ее, возникших, несомненно, в результате новых комбинаций из наследственных зачатков различных чистых линий. Он называет поэтому эти новые формы «комбинантами» по аналогии с «мутантами» и «вариантами», предлагая оставить термины «варнация», «мутация», «комбинация» для самого процесса изменчивости. Эти комбинанты отнюдь не являются целиком идентичными с мутантами де Фриза (что объясняется, по мнению Гериберта Нильссона, главным образом, генотипическими различиями исходного материала), однако между некоторыми из них и мутантами де Фриза имеется довольно большая аналогия. Так, комбинант 1 очень похож на *Oenothera lata*, комбинант 2 напоминает *Oen. alba*, комбинанты 3 и 6 имеют некоторые особенности *Oen. rubiginosa*, наконец, комбинант 8 представляет из себя уже довольно большое

приближение к типу *Oen. giga*. Остальные комбинации не имеют себе подобных среди форм, полученных де Фризом, хотя, если не знать точно их происхождения, то и эти формы могли бы быть легко признаны за мутацию. Впрочем, и Мак Дугаль, повторивший вместе со своими сотрудниками опыты де Фриза в Америке (55, 56), получил также кроме 8 уже описанных последних мутантов еще девять новых, принимаемых им за такие же, что опять-таки по Гериберту Нильссону зависело от различий исходного материала.

От всех остальных комбинаций или «мутантов», полученных Герибертом Нильссоном, сходная с *giga* отличалась заметно тем, что ее, действительно, можно было принять за прогрессивную мутацию благодаря усилению в ней различных особенностей исходной формы. Однако он объясняет это всецело тем, что подобная форма возникает в случае скопления у одной особи в результате различных скрещиваний так называемых однозначных факторов, которые бывают обычно рассеяны по различным особям. Если, например, дело идет о 5 таких факторах, от которых зависит та или иная особенность (хотя бы рост), то другие энотеры имеют строение *AbcDE*, *aBcDe*, *ABcdE* и т. д., т. е. меньше чем 5 пар подобных факторов, если же у нас возникает форма строения *ABCDE*, то она и имеет вид *gigas*. Этим, между прочим, и следует объяснить по Нильссону редкость данной формы¹⁾. Конечный вывод, к которому приходит на основании всех этих исследований Гериберт Нильссон, таков: у *Oenothera Lamarckiana* при надлежащем гибридологическом анализе и строгом проведении принципа чистых линий отнюдь не удастся обнаружить какой-либо другой изменчивости, чем у всех других перекрестно-опыляемых растений.

Против всех этих данных де Фриз недавно (86) выдвинул довольно существенное возражение, именно, что в руках у Гериберта Нильссона была не типичная *Oen. Lamarckiana*, а ее садовая мутация, притом относящаяся к группе непостоянных мутаций в роде *Oen. scintillans*, которые расщепляются сами в каждом поколении. Вот почему ему кажется, что выводы, полученные от изучения этой шведской расы, нельзя прямо распространять на *Oen. Lamarckiana*. В другой статье (87) он отмечает, что сводить появление мутантов у энотеры на расщепление нельзя еще и потому, что их мутационный коэффициент, о котором уже говорилось выше, слишком для этого мал (обыкновенно ниже 1%).

Как бы то ни было, лично нам кажется, что аргументация Гериберта Нильссона очень убедительна, и весьма вероятно, что он стал в этом направлении отчасти на правильный путь. Доказательство, что *Oenothera Lamarckiana* является не элементарным, а сборным видом, предрешает, как нам кажется, вопрос о том, что у нее должны быть различные

¹⁾ Об однозначных факторах см. «Наследственность», глава V. Интересно, что накоплением их у одной особи современная генетика склонна вообще объяснять появление выдающихся личностей — см. там же, глава VIII.

комбинации, почему весьма вероятно, что де Фриз, не работавший с методом чистых линий, а также и другие, изучавшие мутантов у энотеры, могли принять за них отчасти и результаты комбинативной изменчивости или комбинантов, по удачному выражению Герберта Нильссона.

Чрезвычайно своеобразно подошел к разрешению этого запутанного вопроса Реннер (69). Он исходит при этом из двух фактов: во-первых, что у *Oenothera Lamarckiana* всегда образуется довольно большое число бесплодных семян, и, во-вторых, что при скрещивании ее с другими видами она, как отмечалось уже выше, всегда расщепляется на две формы — *laeta* и *velutina*. Это заставляет его принять, что у *Oenothera Lamarckiana* всегда бывают смешаны два наследственных комплекса: один, отвечающий *laeta*, который он называет *gaudens*, и другой, отвечающий *velutina* — так называемый *velans*. Благодаря этому, как у всех гибридов, у данного растения образуется два сорта гамет: одни с особенностями *gaudens*, другие с особенностями *velans*. Благодаря этому при самооплодотворении *Oenothera Lamarckiana* должны получаться 4 комбинации из ее гамет, а именно:

- | | |
|------------------------------------|-------------------------------------|
| 1. <i>gaudens</i> × <i>gaudens</i> | 3. <i>gaudens</i> × <i>velans</i> |
| 2. <i>velans</i> × <i>velans</i> | 4. <i>velans</i> × <i>gaudens</i> . |

Однако первые две, образующиеся путем встречи одинаковых гамет, оказываются всегда нежизнеспособными и дают бесплодные семена, а две других приводят к возникновению растений гибридной природы с теми же особенностями. При скрещивании же данной формы с другими видами эти наследственные комплексы расщепляются и получают две формы — *laeta* и *velutina*.

Для других близких видов того же рода Реннер допускает то же самое: так, по его мнению, *Oenothera biennis* заключает в себе два наследственных комплекса — *albicans* и *rubens*, *Oenothera muricata* тоже два — *survans* и *rigens* и т. д. Для объяснения отмеченных выше своеобразных явлений при скрещивании этих двух видов он принимает, что пылевые клетки могут содержать в себе лишь один из этих комплексов (*rubens* у *Oenothera biennis*, *survans* у *Oen. muricata*), другой же делает их бесплодными, а яйцевые клетки содержат или оба комплекса (у *Oenothera biennis*) или тоже только один (*rigens* у *Oen. muricata*), чем в конце концов можно объяснить их гетерогамия и своеобразие двойных реципрокных гибридов.

Как бы то ни было, Реннер считает, что не только *Oenothera Lamarckiana*, но и другие близкие к ней виды являются «перманентными бастардами», т. е. возникли в результате когда-то бывшего скрещивания и сохранились в виде форм, способных к дальнейшему суще-

ствованию лишь в гетерозиготном виде¹⁾. Конечно, и отсюда следует, что мутации энотер относятся скорее к комбинациям, представляя собою результат отщепления известных факторов от общего их комплекса.

Что касается до возникновения подобных комплексно-гетерозиготных видов, то Реннер склоняется к тому, что они произошли благодаря скрещиванию нормальных гомозиготных видов в роде *Oenothera lutea*, *Oen. cockerelli*, при чем в результате этого скрещивания оба исходных комплекса генов так изменились, что стали неспособны ни к существованию в гомозиготном виде, ни к тому, чтобы дать путем расщепления начало формам, близким к исходным их родоначальникам.

Присоединяясь к Реннеру, Лотси в одной из последних своих работ (50) считает, что комплексно-гетерозиготное состояние энотер настолько своеобразно и не похоже на отношения у всех других организмов, что его следует обозначить особым именем — в качестве последнего он предлагает термин «ядерные химеры». Однако причины появления у подобных ядерных химер мутантов кажутся ему все же не вполне ясными. Напротив, Гериберт Нильссон в своей последней работе об энотерах (38) видит в исследованиях Реннера полное подтверждение его прежней точки зрения, что «мутация есть только более сложное расщепление».

В общем, отношения у энотер оказались необычайно сложными, хотя знакомство с ними в настоящее время сильно облегчилось благодаря появлению великолепной сводки Лемана (47). Последний также должен признать в ней, что *Oenothera Lamarckiana* — несомненный гибрид, но к вопросу о причинах ее мутирования он относится так же осторожно, как и Лотси.

Однако, если правы Дэвис, Гериберт Нильссон и Реннер, то не падает ли вместе с этим и вся мутационная теория де Фриза? Конечно, отнюдь нет, ибо, как не раз отмечалось и последним, она отнюдь не является простым выводом из его наблюдений над энотерами, а представляет собою заключение, полученное прежде всего дедуктивным путем. К этому теперь мы можем еще прибавить указание на многочисленные случаи мутаций, ставшие известными уже после выхода книги де Фриза, большая часть которых была приведена в предыдущей главе. Как было отмечено уже выше, в настоящее время, когда известны мутации даже в чистых линиях, где не может быть и речи об участии в этом процессе скрещивания, можно считать самый факт существования мутаций стоящим вне всяких сомнений. Если бы было окончательно доказано, что все мутанты энотеры в сущности комбинанты, то мы потеряли бы только в этом случае один из ярких примеров мута-

¹⁾ Подобные случаи существуют и у других форм, известных лишь в гетерозиготном состоянии, как особый сорт желтых мышей, одна из рас *Artibeus major* и т. д. (см. «Наследственность», глава V). Их объясняют теперь наличием особых летальных факторов, попадаая в зиготу из обеих гамет, не давая возможности ей развиваться, почему при этом возможно лишь гетерозиготное состояние.

ционной изменчивости и получили бы новый пример того, что иногда совершенно неправильные наблюдения могут привести к совершенно верным заключениям. К. Шнейдер остроумно сравнивает в этом отношении исследования де Фриза с историей открытия планеты Нептуна Леверрье. Последний предсказал существование ее математически, но позднейшие вычисления показали, что он исходил при этом из ошибочных данных. Таким образом, в обоих этих случаях неверные посылки привели к выдающимся открытиям.

Однако можно ли без всяких оговорок принять, что явление мутаций у *Oenothera lamarckiana* целиком сводимо к модификациям и комбинациям? Нам кажется, что все же нет, так как имеются совершенно определенные цитологические данные, показывающие, что по крайней мере часть мутантов у энотер обязана своим происхождением совершенно иным причинам. Эти же данные очень важны и для выяснения внутренних причин мутационной изменчивости.

Как известно, в процессах оплодотворения, развития и вообще при каждом клеточном делении большую роль играют особые отделенности клеточного ядра, носящие название *хромозом*. Число их обыкновенно бывает постоянным в клетках каждого вида животных и растений (так называемый закон постоянства числа хромозом), при чем в настоящее время предполагается, что каждая хромосома есть самостоятельный индивидуум и включает в себе определенные наследственные свойства данной особи, так что отдельные хромозомы в этом отношении неравноценны друг другу (теории индивидуальности и качественного различия хромозом). Наконец, благодаря уменьшению числа хромозом во время созревания половых клеток (так называемая редукция хромотины) последние содержат в себе половинное число этих образований или лучше простое (гаплоидное) число, а клетки тела — двойное (диплоидное)¹⁾.

Согласно наблюдениям целого ряда исследователей не только у *Oenothera lamarckiana*, но и у многих других видов того же рода число хромозом в клетках тела (диплоидное) равно 14 и в половых клетках (гаплоидное) — 7 (см. рис. 17 — 1). Однако в 1907 году мисс Люти (51) сделала открытие, что *Oenothera gigas* имеет вдвое большее число хромозом — 14 в гаметах и 28 в соматических клетках (рис. 47 — 2), что вскоре было подтверждено Гэгсом (27) и Гиртсом (32). Последний сделал при этом интересное наблюдение, что при скрещивании *Oen. gigas* (половые клетки с 14 хромосомами) и *Oen. lamarckiana* (половые клетки с 7 хромосомами) первое поколение их помеси имеет в клетках тела, как и следовало ожидать, по 21 хромозоме, во втором же поколении появляются растения типа *gigas*, но уже имеющие в соматических клетках только по 14 хромозом. Это наблюдение как

¹⁾ Подробнее о хромосомах см. «Наследственность», глава VI.

будто опровергает прямую связь между удвоением числа хромозом и особенностями *gigas*, однако в своей позднейшей работе (52) мисс Люти на основании исследования очень большого материала не только не подтверждает его, но, напротив, решительно настаивает на том, что никогда особенности *gigas* не бывают связаны с нормальным числом хромозом. С другой стороны, Стомпс в более поздней работе (76) снова настаивает на том, что бывают формы *gigas* и с тетраплоидным и с диплоидным числом хромозом.

Во всяком случае, *Oenothera gigas* нередко является тетраплоидной формой, как называют теперь все случаи этого рода. Последних в настоящее время известно уже довольно много как в растительном, так и в животном царстве: например, у представителей родов *Potentilla*, *Alchemilla*, *Drosera*, *Primula* среди растений, у *Ascaris* (общезвестные расы *bivalens* и *univalens*), *Echinus microtuberculatus* среди животных [подробный список всех этих случаев с указанием литературы приводится в сводке Гэтса (30)]. Интересно, что в некоторых из подобных случаев, например, у некоторых видов первоцвета (*Primula*) тетраплоидная структура связана также с гигантским ростом, но в других случаях этого отнюдь не наблюдается.

Кроме тетраплоидных растений среди мутантов энотеры удалось вскоре обнаружить и триплоидные, имевшие в соматических клетках не 14 и не 28 хромозом, а 21, при чем они возникают, очевидно, от оплодотворения измененной гаметы с 14 хромосомами неизменной с семью. Такие формы были одновременно получены мисс Люти (52) при скрещивании типичной *Oenothera Lamarckiana* или ее мутанта *Oen. lata* с *Oen. gigas* (см. рис. 47-3) и Стомпсом (74) при скрещивании или *Oen. Lamarckiana* с *Oen. gigas* или последней формы с *Oen. biennis*. Подобные формы называют теперь по предложению Стомпса *semigigas*, при чем они, будучи гетерозиготными, повидимому, неустойчивы.

Однако изменения в числе хромозом не ограничиваются у мутантов энотеры лишь их удвоением в некоторых гаметах, дающих начало формам типа *gigas* и *semigigas*. Люти (52) и Гэтс (28) сделали тоже чрезвычайно интересное открытие, что в соматических клетках *Oen. lata* имеется всегда 15 хромозом, т. е. на одну больше, чем у других энотер (см. рис. 47-4). Несколько позже подобные отношения были найдены Гэтсом и Томас (31) и у некоторых других мутаций — у *Oen. Lamarckiana* mut. *semilata* и mut. *incurvata*, у *Oen. biennis*.

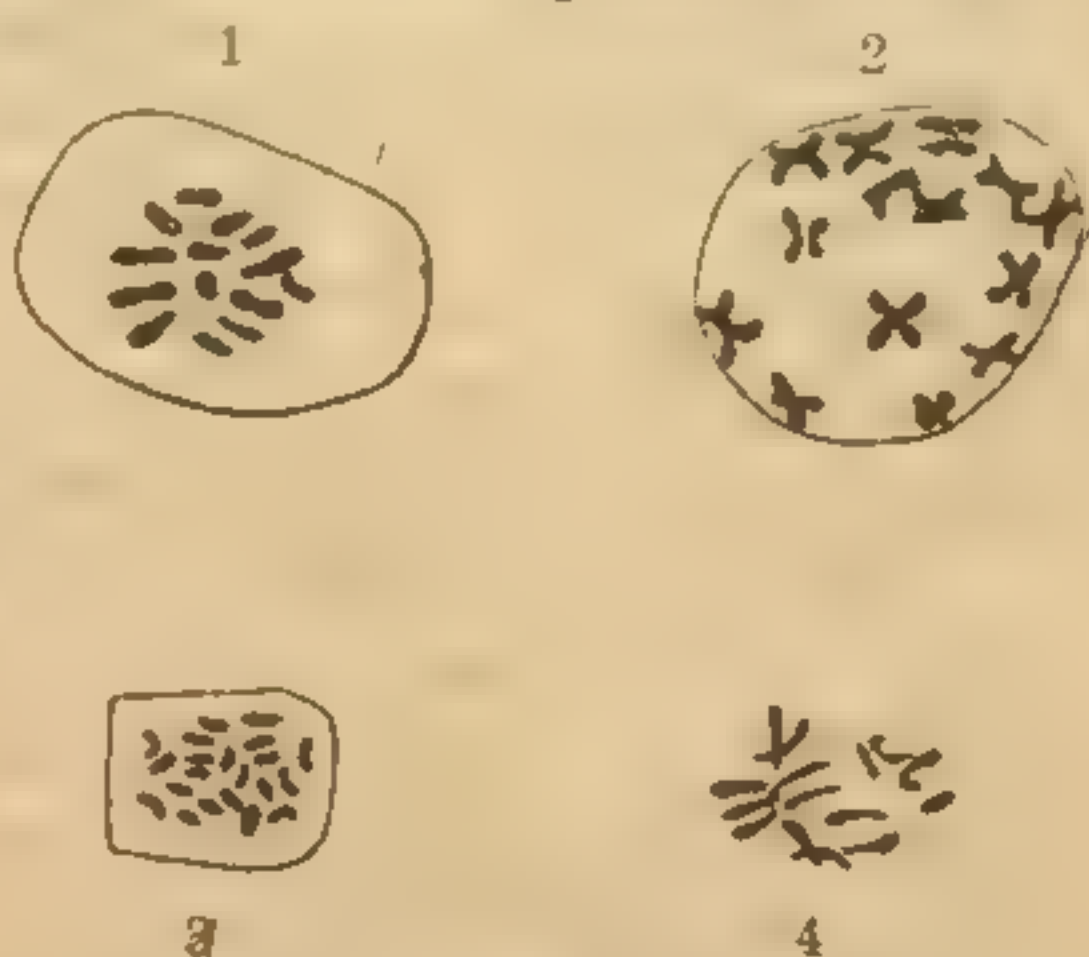


Рис. 47. Хромозомы у энотер:
1—клетка *Oen. Lamarckiana* с 14 хромосомами, 2—клетка *Oen. gigas* с 28 хромосомами, 3—клетка *Oen. semigigas* с 21 хромосомой, 4—клетка *Oen. lata* с 15 хромосомами.

mut. lata и др. Словом, у нас имеются совершенно прочно установленные данные, что процесс мутационной изменчивости у энотер связан с некоторыми изменениями в хромосомах.

Что касается до толкования этих наблюдений, то на этот счет существуют два взгляда. Согласно одному из них, который проводится в ряде его работ Гэтсом, эти изменения в числе хромозом и являются непосредственной причиной мутаций. Согласно другому взгляду, отстаиваемому в частности Стомпсом (75), измененное число хромозом у некоторых мутантов *Oenothera Lamarckiana* есть не более, как одно из следствий мутации, подобно ряду других признаков.

По поводу этого разногласия мы должны здесь сказать то же, что выше было уже сказано по поводу того, являются ли мутанты энотеры несомненными случаями мутационной изменчивости или чем-либо другим. Важно не то или иное разрешение данного конкретного случая, а то, что он приводит нас к открытию более общего явления. Так и благодаря приведенным выше наблюдениям над числом хромозом у энотер перед нами несколько открывается закладка о внутренних причинах мутационной изменчивости.

В самом деле, выше мы определили мутации, как внезапные изменения генотипа, происходящие без участия скрещивания. Что же заключают в себе все особенности каждого генотипа, когда последний еще скрыт в яйце или живчике? Именно хромозомы, которые и являются, быть может, даже единственными, а во всяком случае главными носителями наследственных свойств организма. Отсюда ясно, что *изменение генотипа совершенно невозможно без какого-либо изменения в гарнитуре хромозом или в отдельной хромозоме последнего*. В этом, как нам кажется, и заключается *основная причина каждой мутации*, при чем иногда (как в опытах Тоуэра и др.) такое изменение хромозомы или хромозом может быть достигнуто и сильным внешним воздействием во время особого чувствительного периода в жизни половых клеток, гораздо же чаще изменения хромозомального характера, обуславливающие мутации, возникают от причин внутреннего характера, скрытых в самом организме, а внешние условия только заставляют их проявляться в большем или меньшем числе половых клеток. Так, скорее всего, нам кажется, и решается вопрос о внутренних факторах мутационной изменчивости.

Что нередко случаи несомненной мутационной изменчивости сопровождаются, а, вероятно, и вызываются изменениями в числе хромозом, лучше всего видно по недавно появившимся работам Блэксли (10, 11) над мутантами и числом хромозом у дурмана *Datura stramonium*. Диплоидное число хромозом здесь 24, но известны и триплоидные, а также тетраплоидные формы — с 36 и с 48 хромосомами, у которых вместо каждой пары хромозом имеется по 3 или по 4 хромозомы. Кроме того известен ряд форм с одной или двумя лишними

хромосомами, т. е. число их равно здесь 25, 26 или 49, 50. При этом число 25, например, свойственно различным мутантам, но Блэксли объясняет это тем, что лишняя хромосома может появиться в различных парах хромосом, отчего меняются и все свойства мутанта, при чем проводится крайне интересная параллель между возможными хромосомальными отношениями и теми мутантами, которые им были найдены.

Однако неправильно было бы думать, что изменения в хромосомах должны всегда касаться их числа, как в приведенном сейчас примере. Напротив, гораздо чаще здесь должны совершаться более тонкие и незаметные для нас химические изменения в известных точках той или иной хромосомы, которые также несомненно могут вызвать изменение генотипической структуры и тем самым появление новой мутации. Чрезвычайно поучительны в этом отношении последние исследования Моргана и его сотрудников о механизме менделистической наследственности у мухи *Drosophila* (62) и вытекающая из них теория тождественных мест, о которой мы уже упоминали в предыдущей главе.

Drosophila melanogaster оказалась объектом, у которого можно связать данные чисто цитологического характера, касающиеся хромосом, с наблюдениями менделистического характера о наследовании тех или иных внешних особенностей. У этой формы, как и у многих других видов того же рода, клетки тела содержат 4 пары хромосом, различающихся и по внешнему виду: одна пара является половыми хромосомами (идиохромосомами), две других обыкновенными хромосомами (аутозомами) и, наконец, последняя пара — рудиментарными микрохромосомами (см. рис. 48). Исследования Моргана и его сотрудников показали, что различные особенности *Drosophila*, возникшие мутационным путем, о которых мы уже говорили выше, по характеру их наследования можно разделить тоже на 4 группы, при чем к одной из них относятся признаки, наследуемые по типу ограниченной поломности, а к трем другим — не имеющие связи с полом. Некоторые из мутаций каждой из этих групп изображены на нашем рис. 49. Отсюда явилась мысль, что гены этих особенностей находятся в определенных хромосомах, при чем эта мысль была развита затем Стертевантом (77, 78) и Морганом (62, 63) в стройную теорию о расположении подобных генов внутри хромосом в линейном порядке — на известном расстоянии друг от друга, которое может быть определено совершенно точно по некоторым отношениям, имеющим место при скрещивании. Не имея возможности остановиться здесь на этом под-

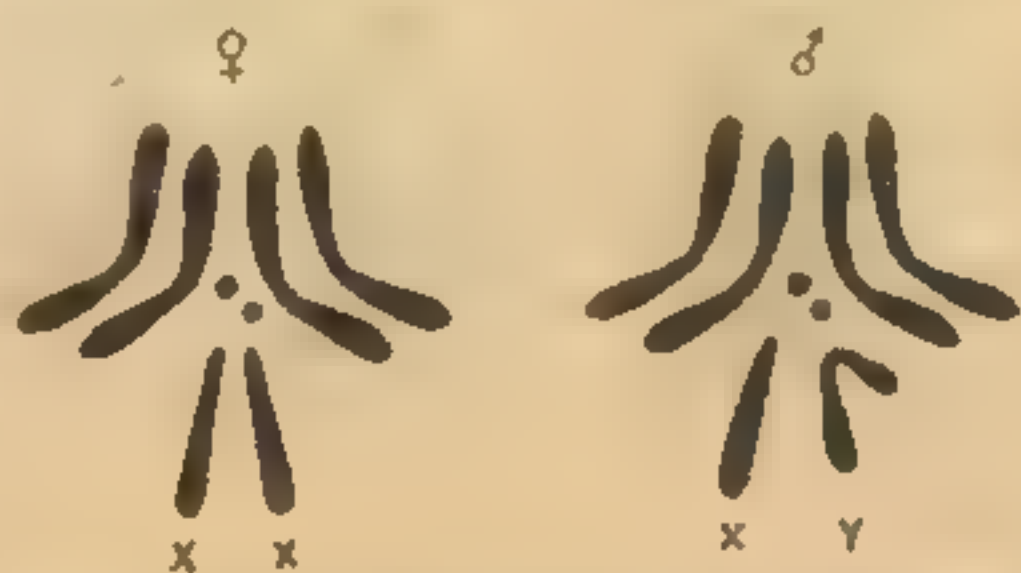


Рис. 48. Хромосомы у *Drosophila melanogaster*: между 2 парами аутозом пара рудиментарных микрохромосом и (ниже их) половые хромосомы X и X у самки, X и Y у самца. — Из Моргана.

робнее, для чего читатель должен обратиться к специальным сводкам по наследственности, мы даем здесь из книги Моргана и его сотрудников (62) лишь диаграмму, изображающую локализацию генов в различных хромосомах, при чем цифры показывают расстояние каждого гена от точки, принятой за нуль (рис. 50). Заметим, что на этой диаграмме показаны лишь места некоторых генов и теперь составлены



Рис. 49. Примеры мутантов *Drosophila melanogaster*, члены которых локализованы
1 — в половой хромозоме, 2 — во второй хромозоме,
3 — в третьей хромозоме, 4 — в четвертой хромозоме.

По Моргану из Гольшмидта

гораздо более подробные схемы для каждой из хромосом *Drosophila melanogaster*.

Как видно из этой схемы, в некоторых точках этих хромосом помещается по 2 или даже по 3 гена. Так, в половой хромозоме в пункте 1,0 локализованы гены различного цвета глаз—белого, эозино-

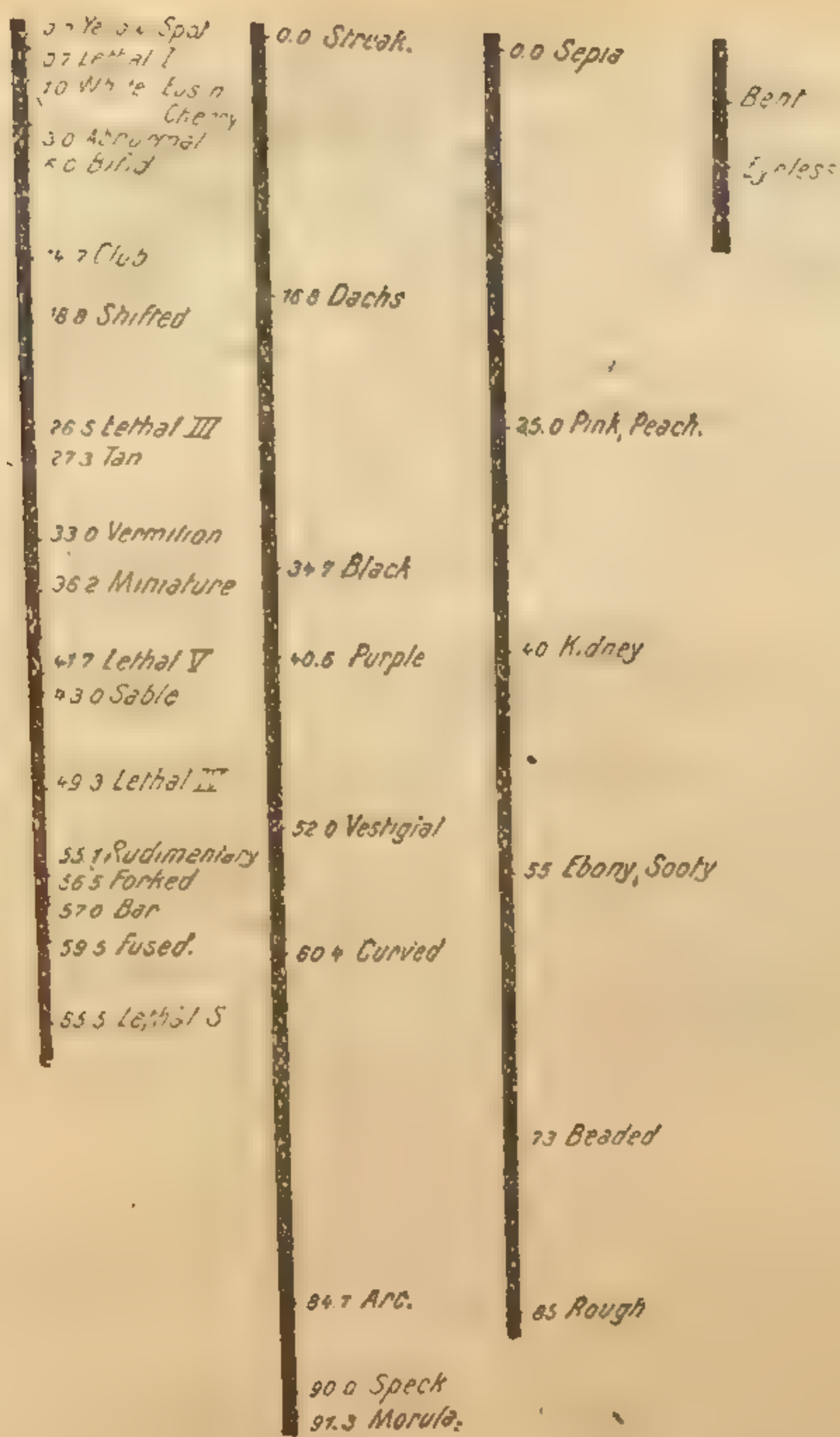


Рис. 50. Карта хромозом *Drosophila melanogaster*. — По Моргану из Гольшмидта.

1 (половая) хромосома

abnormal . . . изменение заднего конца брюшка

bar лентовидные глаза

bifid расщепленные крылья

cherry вишневый цвет глаз

club нерасправленные крылья

eosin розинный цвет глаз

forked вильчатые щетинки

fused слитые крыловые жилки

lethal I—V . . . летальные факторы

miniature . . . уменьшенные крылья

rudimentary . . рудиментарные крылья

sable черный цвет тела

spot пятно на брюшке

tan желтобурый цвет тела

vermillion . . . киноварные глаза

white белые глаза

yellow желтый цвет тела

2 хромосома

arc изогнутые крылья

black черный цвет тела

curved изогнутые крылья

dachs ноги, как у таксы

morula особое расположение фасеток глаза

purple пурпуровый цвет глаз

speck пятно на груди

streak полоса на спине

vestigial зачаточные крылья

3 хромосома

beaded изменение края крыла

ebony эбеновый цвет тела

kidney почковидные глаза

peach персиковый цвет глаз

rough особое расположение фасеток глаза

sepia глаза цвета сепии

sooty тело цвета сажи

4 хромосома

bent изогнутые крылья

eyeless безглазая форма

вого и вишневого; то же самое имеет место во второй аутозоме— например, в пункте 55,0 находятся гены двух темных окрасок тела— цвета черного дерева и цвета сажки. Все эти особенности, а также ряд других, помеченных на диаграмме, произошли путем мутаций, при чем каждой из них противоположна соответствующая особенность нормальной мухи («дикой формы» Моргана)—например, красный цвет глаз, серая окраска тела и пр. Очевидно, фактор последней занимал то же место в хромозоме, которое занято теперь фактором или факторами, произошедшими из нее мутационным путем (откуда и название—теория идентичных мест), и наличие в одном месте хромозомы нескольких таких генов (конечно, не у одной, а у различных форм) говорит за то, что во время мутационного процесса данный пункт подвергался каким то тончайшим изменениям структурного или химического характера, притом в нескольких различных направлениях. В других же случаях изменения совершались в различных точках хромозомы или, наконец, даже в различных хромосомах, но в последних случаях уже возникали и совершенно другие особенности, касающиеся и иных органов.

Выше мы отмечали уже, что, исходя из этой теории, Морган относится резко отрицательно к гипотезе присутствия - отсутствия, согласно которой возможны лишь два противоположных случая: присутствие гена, обуславливающее доминирование данного признака, и его отсутствие, вызывающее рецессивный характер данной особенности. Напротив, по Моргану, в процессе мутационной изменчивости каждый ген и занимаемое им место в соответствующей хромозоме может измениться не только в двух, а и во многих направлениях, почему нередко возникают так называемые множественные аллеломорфы, из которых одна доминирует над второй и в то же время рецессивна по отношению к третьей. Так, белый цвет глаз доминирует у *Drosophila* над цветом эозина, но рецессивен по отношению к нормальному красному цвету и т. д.

Как бы то ни было, теория идентичных мест Моргана важна для нас не только в этом, но особенно и в том отношении, что она дает нам совершенно наглядное представление о внутренних причинах мутационной изменчивости, сводя их к известным изменениям в хромосомах, являющихся согласно современным представлениям главными, если не единственными, носителями наследственных свойств. Благодаря последнему никакое изменение генотипической структуры вообще немыслимо без известных перегруппировок в хромосомах, почему к этой точке зрения можно только всецело присоединиться.

Отметим в заключение, что и в основе комбинативной изменчивости лежат, как известно, известные перегруппировки хромозом во время процессов оплодотворения и созревания, когда смешиваются друг с другом и затем распределяются по различным гаметам несходные друг с другом наследственные массы. Таким образом, мы вообще мо-

жем сказать, что в обоих случаях групповой или наследственной изменчивости—и в случае мутаций и в случае комбинаций—основной причиной данного явления нужно признать чисто внутренние процессы, происходящие в хромосомах, внешние же воздействия играют при этом лишь второстепенную роль или даже (в случае комбинаций) вообще лишены какого либо значения.

В заключение, мы должны коснуться еще одного чрезвычайно важного вопроса о существовании гомологичных рядов в наследственной изменчивости, при чем этот факт также стоит несомненно в связи с внутренними причинами, вызывающими последнюю.

У всех организмов, где мутации изучались более подробно, удавалось без труда установить, что те же мутационные формы, которые наблюдались у одного какого-нибудь вида, встречаются и у других близких к нему видов. Так, некоторые из описанных выше мутаций *Oenothera Lamarckiana* повторяются и у других видов того же рода, как *Oenothera grandiflora*, *Oen. biennis*, *Oen. muricata* [подробнее о них см. сводку Гэтса (30)]. Точно так же вслед за *Drosophila melanogaster* сходные с ней мутации были обнаружены у *Drosophila simulans*, *D. virilis* и других видов этого рода [перечень их дан в приложении к одной из последних книг Моргана Нахтсгеймом (63)].

С другой стороны, если обратиться к нашим домашним животным и культурным растениям, то мы найдем у них громадный параллелизм между расами близких друг к другу видов, при чем не может быть никаких сомнений, что все эти расы произошли путем мутационной изменчивости, к которой, как это всегда бывает, присоединялась и комбинативная. Возьмем, например, наилучше изученный случай этого рода—различно окрашенные расы у грызунов, для которых удалось путем изучения их скрещиваний установить вполне точные наследственные формулы окраски, при чем в них каждая буква обозначает отдельный зачаток или ген. На языке этих символов наиболее богатая такими генами серая мышь должна быть обозначена как *ABCDEFGHIKL*, а ее различные цветные расы получаются путем замены некоторых из этих букв малыми (или, наоборот, большими), одноцветная морская свинка агутти пишется как *ABCDEFGHILM*, и, наконец, серый же кролик обозначается как *AXBCDGHkMNop*. Уже из одного сопоставления этих обозначений видно, что большинство факторов окраски у этих грызунов, относящихся притом к различным семействам, тождественно, а относительно тех, которые свойственны только какому-нибудь одному из этих видов (как *X*, *N* и др.), нельзя быть уверенным, что их в дальнейшем не удастся обнаружить и у других, как это уже не раз, между прочим, и бывало в действительности.

Подчеркивая важное значение подобного рода фактов, Баур в самом последнем издании своей книги (8) говорит об этом следующее: «мы, действительно, наблюдаем у всех наших опытных животных и

растений прямо удивительные «гомологичные ряды» мутаций; та же самая мутация, которую мы знаем у одного вида, встречается гомологичным образом очень часто и у родственных ему видов».

Особенно хорошо разработан этот вопрос нашим русским генетиком Вавиловым в появившихся недавно его русской и более подробной английской статьях под заглавием «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» (88,89).

Он основывается при этом, главным образом, на громадном материале относительно наших знаков и других культурных растений. Оказывается, если сравнить те признаки, которые характеризуют собою громадное количество рас близких друг к другу видов пшеницы (*Triticum vulgare*, *T. compactum*, *T. durum* и т. д.), то получается полный параллелизм и тождество рядов для каждого такого вида: всюду мы найдем остистые и безостные формы, белоколосые, красноколосые, черноколосые, с опушенным и с гладким колосом, озимые и яровые и т. д. Та же самая картина получается, если обратиться к видам ячменя (*Hordeum*), овса (*Avena*), представителям родов *Brassica*, *Cucurbita* и др. «Ближайшие генетически виды, говорит Вавилов, характеризуются параллельными и тождественными рядами признаков и... чем ближе генетически виды, тем резче и точнее проявляется тождество рядов морфологических и физиологических признаков».

Та же самая картина наблюдается и при сравнении друг с другом видов, относящихся к ближайшим родам, например, если сравнить виды пшеницы (*Triticum*) с рожью (*Secale cereale*) или с представителями родов *Aegilops* и *Agropyrum*: оказывается, что «не только генетически близкие виды, но и роды проявляют тождество в рядах генотипической изменчивости». Это дало Вавилову возможность предсказать, например, существование форм ржи без язычка (*ligula*), которые, действительно, были позже найдены, и, как можно, добавим мы от себя, предсказать существование трехцветных мышей, которые пока неизвестны.

То же самое может быть сделано, наконец, и для членов различных семейств, как злаки, бобовые, крестоцветные и т. д., так что в конце концов Вавилов формулирует свой закон гомологических рядов таким образом:

1. «Виды и роды, генетически близкие между собою, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов»....

2. «Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейство».

Чем же можно объяснить однако присутствие у всех достаточно изученных в данном отношении форм подобных гомологических рядов,

как называют их и Баур и Вавилов ¹⁾? Все, что было выяснено выше о внутренних причинах мутационной изменчивости, дает совершенно ясный ответ на этот вопрос. Мы знаем, что последняя сводится в конечной инстанции к известным изменениям, происходящим в том или ином пункте хромозом, при чем нередко изменение одного и того же пункта может идти в нескольких различных направлениях. Близкие друг к другу виды, относящиеся к одному роду, обладают и сходными хромосомами, при чем сходство это, вероятно, гораздо больше касается их внутренней, тончайшей, генотипической структуры, чем внешнего вида. У представителей различных родов, относящихся к одному семейству, сходство это, вероятно, не идет так далеко, но все же несомненно имеется. Отсюда совершенно ясно, что соответствующие пункты сходных друг с другом хромозом могут изменяться лишь в одинаковых направлениях, и это приводит к возникновению «гомологичных мутаций», из которых слагаются и «гомологичные ряды» наследственной изменчивости.

При этом невольно напрашивается смелая мысль об аналогии этих рядов с такими же рядами, установленными уже давно органической химией, в роде ряда метана, этана, пропана и т. д. Мысль эту мы находим еще в упомянутой выше статье Кюпа и затем (совершенно независимо от него и друг от друга) и у Баура и у Вавилова. Является ли это неожиданное совпадение доказательством глубокой правильности данной мысли или же это только обманчивый мираж, мелькающий перед каждым путником, попадающим в ту пустыню незнания, которая отделяет до сих пор мир живой и мир мертвой природы? Существует ли и между ними ряд таких же гомологичных рядов, как между наследственными факторами близких видов? Этот вопрос все еще ждет и, вероятно, долго будет ждать своего окончательного разрешения.

Однако нельзя не признать, что независимо от этого существование подобных гомологичных рядов является чрезвычайно характерным именно для всех случаев нашей групповой изменчивости. В этом отношении облечение подобного рода данных в форму закона, как это сделано Вавиловым, нельзя не признать чрезвычайно удачным и правильным. Пока у нас имеется в этом направлении еще не очень много данных, но мы отнюдь не считаем исключенной возможность, что в дальнейшем закон гомологичных рядов или закон Вавилова будет играть для явлений групповой изменчивости ту же роль, которую закон Кетле играет теперь для явлений изменчивости индивидуальной.

¹⁾ Данный термин принадлежит однако не им, а одному из наиболее глубоких мыслителей в области эволюционной теории Эдуарду Кюпу, который в одной из своих работ еще в 1868 году подошел чрезвычайно близко к закону гомологичных рядов, хотя излагал, конечно, его несколько иначе, чем современные генетики. Подробнее в взглядах Кюпа см. в нашей книге «Эволюционная идея в биологии».

ГЛАВА VIII.

Значение подбора, мутаций и комбинаций.

Теории подбора Дарвина, мутаций де Фриза и комбинаций Лотси. — Значение этих факторов для эволюции организмов. — Мутации и комбинации в животноводстве и растениеводстве. — Подбор у автогамных и аллогамных организмов. — Мутации, комбинации и подбор в человеческом обществе. — Евгеника.

Сущность явлений подбора, мутаций и комбинаций в достаточной степени выяснена нами в последних трех главах нашей книги; в заключение мы должны бросить общий взгляд на значение этих явлений. Подобное значение может пониматься двояко: или с более общей точки зрения для эволюции всех организмов или с более специальной — для животноводства, растениеводства и, наконец, в жизни человека.

Что касается до значения каждого из данных явлений для объяснения эволюции организмов, то оно наглядно видно из того, что все предложенные до сих пор эволюционные теории основываются либо на подборе, либо на наследственности приобретенных свойств, т. е. известных модификаций, либо на мутациях, либо, наконец, на комбинациях.

Подбор был положен в основу всех его построений Дарвином, почему его теория и является *теорией подбора* по преимуществу (5). Ее слабым местом является то, что при этом вопрос о начальных стадиях возникновения каждого нового свойства остается совершенно в стороне, и, как мы видели выше, взгляды Дарвина на этот вопрос не отличались особенной определенностью, так как, с одной стороны, он исходил из незначительных индивидуальных изменений, с другой стороны, подчеркивал, что они должны быть непременно наследственными. Как достаточно подробно говорилось в главе V, попытка последователей Дарвина положить в основу процесса эволюции флюктуационную изменчивость не увенчалась успехом, и теперь мы хорошо знаем, что подбору с подобным материалом нечего делать, так что он может лишь выделять и закреплять уже существующие в пределах популяции генотипы, а не создавать их вновь. Таким образом, играя несомненно

большую роль в эволюции организмов. подбор все же не является здесь фактором первого порядка, так как наиболее важное в процессе эволюции—возникновение новых свойств—совершается без всякого его участия.

Каким же образом возникают у организмов новые свойства?—Очевидно, отнюдь не путем подбора флюктуаций или благодаря наследственности приобретенных свойств, которые в лучшем случае являются длительными модификациями, а благодаря процессам наследственной изменчивости. К последней, как мы знаем, относятся мутации и комбинации, и из них то и исходят более современные эволюционные теории.

Мутационная теория де Фриза (21) и тесно примыкающая к ней *теория гетерогенезиса* Коржинского (12), о которых достаточно подробно говорилось выше, основываются всецело на мутациях. «Виды не могли возникнуть благодаря индивидуальной изменчивости, в результате подбора в известных направлениях, говорит де Фриз: они возникли путем так называемых внезапных изменений или мутаций». В настоящее время мы не можем смотреть на последние всецело глазами де Фриза, признавая, например, наличие особых мутационных периодов и пр., но все же значение мутаций для эволюции и теперь должно быть признано чрезвычайно большим. Если принять во внимание, что очень часто происходят мутации трансгрессивного характера в одних средних величинах или ступенчатые мутации, как мы назвали их выше, то сведение именно к ним большинства случаев появления новых форм становится вполне возможным. В дальнейшем же начинает действовать, с одной стороны, скрещивание, т. е. комбинативная изменчивость, с другой, подбор, и этим путем возникают новые постоянные расы, подвиды и виды.

Однако существует теория, пытающаяся объяснить весь ход эволюции, не признавая мутаций и сводя его всецело к комбинациям и последующему подбору новых форм, получающихся от скрещивания. Теория эта принадлежит голландскому ботанику Лотси и может быть названа *теорией комбинаций* (15, 16, 17).

Выше было показано, каким образом благодаря законам Менделя при скрещивании форм, отличающихся друг от друга несколькими особенностями, возникает ряд новых комбинаций (см. рис. 43—46). Лотси и принимает, что совершенно тем же путем шла эволюция всех живых существ. По его мнению, насколько в мертвой природе постоянны элементы, настолько в живой природе постоянны те наследственные зачатки или гены, которые лежат в основе всех внешних особенностей. Виды благодаря этому являются также постоянными. Однако, несмотря на это, возможна и эволюция их, притом прогрессивного характера, но исключительно благодаря скрещиванию. В результате скрещивания двух видов всегда возникает чрезвычайно много

новых комбинаций, которые вначале благодаря своей гетерозиготности также расщепляются, но с течением времени путем отбора из них выделяются и гомозиготные формы, которые и представляют собою новые постоянные виды. Этот путь Лотси считает совершенно достаточным для объяснения всей эволюции животного и растительного царства.

Не трудно видеть, что эта наиболее новая из всех эволюционных теорий представляет из себя результат одностороннего увлечения и переоценки недавно выясненного во всех деталях явления комбинативной изменчивости. Что последняя играет известную роль в процессе эволюции организмов и сильно увеличивает число форм, получающихся мутационным путем, в этом, конечно, не приходится сомневаться. Однако столь же несомненно, что комбинации можно признать лишь за вторичный фактор эволюционного процесса, подобно подбору, так как и они вступают в действие лишь тогда, когда новое изменение уже возникло, и путем одной комбинативной изменчивости не может возникнуть ни одного нового свойства, а лишь различные сочетания из старых. Словом, если бы виды были в своей генотипической природе постоянны, как это думает Лотси, то эволюции почти бы и не было и мы просто бы насчитывали теперь столько уже не видов, как это думал Линней, а генов, сколько их в начале было сотворено.

Подводя итоги, можно сказать, что среди всех известных нам в настоящее время явлений изменчивости наиболее важны для процесса эволюции мутации, благодаря которым появляются новые наследственные свойства, тогда как комбинации и подбор играют при этом уже роль факторов второго порядка, увеличивая число новых форм и закрепляя среди них наиболее приспособленные.

Достаточно ли однако этих трех известных нам факторов для объяснения всего хода эволюционного процесса? На этот счет возможны различные мнения, но лично для автора настоящих строк представляется совершенно несомненным, что объяснить этим путем всю эволюцию животного и растительного царства совершенно невозможно. Еще Дарвин говорил в свое время о происхождении, главным образом, новых видов и разновидностей, де Фриз перенес этот вопрос еще глубже—на элементарные виды, и это глубоко справедливо в том отношении, что все известное нам о причинах эволюционного процесса относится лишь к низшим систематическим единицам: линнеевским видам и их подразделениям. Однако кроме признаков расового, подвидового и видового характера все организмы обладают особенностями высшего характера, которые мы обозначаем, как признаки родов, семейств, отрядов, классов, и т. д. Произошли ли эти высшие «родовые особенности», как их можно назвать, путем простого суммирования видовых, т. е. мог ли появившийся тем или иным путем новый

вид в дальнейшем стать под влиянием тех же самых факторов представителем нового рода, семейства и т. д.? Действительно, так и думает большинство, начиная с Дарвина, но нам представляется, что дело обстоит далеко не так.

Если сравнить признаки высших категорий системы с особенностями видового и подвидового характера или наши родовые особенности с видовыми, то между теми и другими можно подметить ряд существенных отличий. Изменчивость родовых признаков иная, чем видовых, и вообще чем выше та систематическая единица, для которой характерно данное отношение, тем изменчивость его меньше. Во время индивидуального развития все родовые особенности закладываются значительно раньше видовых и подвидовых. Наконец, для признаков, характеризующих виды—начиная от элементарных и кончая линнеевскими—точно известно, что их носителями являются гены, локализованные в хромосомах половых клеток. Для особенностей родового характера этого не только никто не доказал, но гораздо более вероятно совсем иное предположение—именно что они представлены какими то совершенно особыми носителями, заключенными уже не в ядре, а в плазме половых клеток.

В силу всех изложенных здесь соображений мне кажется гораздо более правильным принять, что эволюция особенностей низших систематических единиц—одно, а эволюция родовых признаков—совсем другое. Первая может считаться в настоящее время более или менее разрешенной и для ее объяснения процессы подбора, мутаций и комбинаций имеют очень большое значение. О второй мы пока почти ничего не знаем, кроме разве того, что вообще и она имела место в природе, но как здесь шел этот процесс, сказать уверенно мы ничего не можем. Во всяком случае скорее можно думать, что он протекал совершенно своеобразно, а поэтому считать, что мутациями, комбинациями и подбором можно объяснить всю эволюцию животного и растительного царства, нет решительно никаких оснований¹⁾.

Нельзя не отметить что изложенная здесь точка зрения не может считаться общепринятой, хотя это не мешает нам и признавать ее за более справедливую. Однако сходные с этим мысли пессимистического характера относительно невозможности сведения всего процесса эволюции на известные нам факторы изменчивости высказывали в своих произведениях и некоторые из более крупных представителей современной генетики—например, Йогансен (11) и Баур (2). Во всяком случае некоторая осторожность в этом вопросе едва ли может быть признана кем-нибудь излишней.

¹⁾ Несколько подробнее я развил этот взгляд в последней главе моей книги «Эволюционная идея в биологии», где он изложен на общем фоне исторического развития эволюционной теории в биологии.

Обратимся теперь к значению подбора, мутаций и комбинаций с точки зрения более специальной—для растениеводства и животноводства. Для этой цели лучше всего рассмотреть вопрос о происхождении наших домашних животных и культурных растений и, главное, происхождение столь многочисленных у них различных рас или пород.

Происхождение многих из наших прирученных форм, несмотря на весь интерес этого вопроса и обширную относящуюся сюда литературу, начиная с большого труда Дарвина (7), еще очень темно. Мы не можем поэтому брать в качестве примеров какие нибудь издревле одомашненные формы, так как здесь зачастую даже вопрос об исходном диком виде для каждого из них возбуждает большие сомнения. Так, до самого последнего времени можно было считать точно установленным, что различные породы собак происходят не от одного, а от целого ряда диких видов рода *Canis*, при чем в их образовании участвовали не только волк и шакал, но и многие другие чисто местные виды того же рода. С этой точки зрения различные породы собак должны были рассматриваться скорее всего как многочисленные комбинации в результате нескольких видовых скрещиваний. Однако недавно Аллен (1) доказал, что собаки американских индейцев отнюдь не произошли от американских видов волка, а, повидимому, были приведены первыми поселенцами американского континента с собой из северо-восточной Азии и обнаруживают тесную связь с обычным видом волка Старого Света. Конечно, если это так, то и взгляд на эволюцию собачьих пород должен существенно измениться. С такими же колебаниями мы встретимся, если обратимся к вопросам о происхождении других домашних животных, прирученных в доисторическое время, или к древнейшим культурным растениям в роде ржи, пшеницы и д. д.

Однако имеется целый ряд форм, введенных в культуру еще очень недавно—всего каких либо 2—3 столетия, и они то и представляют для нас здесь особенный интерес. Ограничимся только двумя примерами, при чем возьмем один из области ботаники, а другой из области зоологии.

Одним из сравнительно недавно вошедших в культуру растений является душистый горошек (*Lathyrus odoratus*), история которого тщательно изучена Билем (4). Это растение было впервые привезено в Англию из Италии в 1700 году и с тех пор начинается его культура. Как видно из описаний того времени, окраска его цветков была однотипной, тогда как теперь известно до 500 различных окрасок и оттенков в цветках этого растения, полученных, впрочем, главным образом за последние 50 лет. Первые душистые горошки, попавшие в Англию, имели большой лепесток в цветке (парус) красновато-пурпурового цвета, а боковые лепестки (крылья) голубоватого. Подобная окраска, как выяснено теперь, обуславливается присутствием 4 факторов, которые обозначают буквами *CRBE*, какова и будет наследственная формула окраски цветков у диких предков всех рас современных душистых горошков.

В 1718 году кроме горошков описанной выше окраски появилась и новая форма с белыми цветками. Эта была несомненная мутация, произошедшая путем перехода в рецессивное состояние фактора *C* или же фактора *R*: первый вызывает окраску вообще, а второй специально красный цвет, и при отсутствии каждого из них цветки становятся белыми. Таким образом, эту первую мутацию следует обозначить как *cRBE* или же как *CrBE*: вероятно, появились формы и того и другого строения, но какая именно возникла раньше, решить, конечно, невозможно.— В 1731 году появилась еще одна новая форма, получившая название «нарумяненной лэди»: у нее, как и у исходной формы, крылья светлее паруса, но пурпурный цвет заменяется красным на парусе и бледно-розовым на крыльях. Эта раса, как показали опыты скрещивания, имеет строение *CRbE*, т. е. это была тоже мутация, но уже в факторе *B*, который своим присутствием превращает красный цвет в пурпуровый, отчего при его переходе в рецессивное состояние окраска цветков у «нарумяненной лэди» и стала красной.— Наконец, в самом конце восемнадцатого века прибавилось еще две новые расы душистых горошков—ярко красная и темнопурпуровая. У обеих в отличие и от исходной формы и от «нарумяненной лэди» окраска крыльев не отличается от окраски паруса, что достигается переходом в рецессивное состояние фактора *E*, при чем ярко-красная раса произошла, повидимому, мутационным путем от «нарумяненной лэди», а темнопурпуровая прямо от исходной формы.

Таким образом, история душистого горошка в XVIII столетии в смысле окраски его цветков была такова:

1700		исходная форма пурпур. и голуб.	$= CRBE$		
1718	белый $= cRBE$ или $CrBE$				
1731	белый	«нарумянен. лэди» красн. и розов $= CRbE$			
1796	белый	«нарумянен. лэди»	красный $= CRbe$	темно- пурпуровый	
1806	белый	«нарумянен. лэди»	красный	темно- пурпуровый	голубой

В течение XIX столетия число новых форм увеличивается сначала очень медленно: к прежним типам прибавляется сперва голубой, произошедший прямо от исходной формы, затем желтый, отщепившийся, повидимому, от одной из белых мутаций, и еще некоторые другие. Однако с семидесятых годов прошлого века число новых сортов начинает быстро расти и уже в восьмидесятых годах их число доходит до нескольких десятков. Объясняется это тем, что именно с этого времени начинает широко применяться скрещивание сортов горошка друг с другом, чего до тех пор избегали. Таким образом, комбинативная изменчивость присоединяется теперь к мутационной, отчего и число новых форм, закрепляемых тщательным подбором, увеличивается во много раз. Параллельно с изменениями окраски у душистого горошка наблюдались также же мутации, касающиеся формы паруса венчика, величины, общего типа этого растения, но на этом мы можем уже здесь не останавливаться.

Другой подобный же пример представляет история цветковых рас нашей обычной канарейки, установленная в его работе о наследственности у канареек Дэвенпортом (8).

Дикая или островная канарейка (*Serinus canaria*) водится и теперь в лесах Канарских островов. После завоевания их испанцами в 1478 году канарейки стали ввозиться и в Европу, но долгое время составляли в ней большую редкость. До 1677 года, как видно по одной появившейся в это время орнитологии, были известны лишь зеленые канарейки, окрашенные так же, как и их исходная островная форма.

В 1705 году появилась книга француза Эрвьё, специально посвященная разведению канареек, которая в течение XVIII века выдержала несколько изданий, и по ним можно составить себе представление, как возникали цветковые расы канареек. В одном из первых изданий 1713 года Эрвьё упоминает о трех расах этой птички: зеленой, которая наиболее обыкновенна, и двух желтых различного оттенка, возникших от первой, очевидно, путем мутации, ибо он отмечает, что такие канарейки чрезвычайно редки. В издании 1766 года упоминается еще несколько новых окрасок — агатовая, изабелловая, белая и, наконец, пестрая. Некоторые из них возникли от зеленой, вероятно, тоже мутационным путем, но пестрые являются уже результатом комбинативной изменчивости.

Исследования Дэвенпорта показали, что обычным результатом скрещивания зеленой и желтой канарейки являются пестрые различных степеней пестроты, которые в дальнейшем расщепляются на зеленых, желтых и пестрых (8). Позже мне удалось установить, что различие между желтой и зеленой канарейкой сводится к целой системе факторов окраски, при чем различие между степенями пестроты, как вообще у пятнистых форм, сводится к большему или меньшему богатству

пестрых канареек этими факторами (18). Таким образом, если первые различия между главными цветовыми расами канареек возникли несомненно мутационным путем, то в дальнейшем можно было бы путем скрещивания создать громадное количество новых цветовых комбинаций, как это и было сделано для душистого горошка. У канареек же ценится обычно не окраска, а способность к пению, почему их пестрые расы перемешаны в общую популяцию, которую никто не стремится разложить при помощи подбора, что несомненно можно было бы легко сделать. Аналогия же между историей душистого горошка и между историей канарейки, конечно, очень велика.

В обоих взятых нами примерах дело шло о происхождении культурной формы заведомо от одного единственного дикого вида. Однако в других случаях, и, может быть, даже гораздо чаще, наши домашние формы обязаны своим происхождением смешению нескольких близких видов: в этом случае дело сразу начиналось с появления множества новых комбинаций, некоторые из которых закреплялись путем подбора в гомозиготном виде и давали начало новым постоянным расам, другие же исчезали. Быть может, параллельно с этим происходили и новые мутации, но, конечно, они терялись в массе различных комбинаций.

Особенно поучительна в этом отношении история происхождения наших садовых роз, разобранный недавно очень подробно Вильсоном (22), по мнению которого они ведут свое начало от 26 диких видов рода *Rosa* из Европы, Азии и Северной Америки. В частности, например, чайные розы произошли в результате смешения 4 видов: обычной *Rosa centifolia*, *Rosa chinensis*, *Rosa gallica* и *Rosa damascana*, которые, как видно по их названиям, встречаются в диком виде в довольно далеких друг от друга местностях.

Этот же путь — образования новых комбинаций с последующим отбором наиболее пригодной из них — широко применялся целым рядом заводчиков еще задолго до всякого знакомства с законами Менделя и деятельностью подбора, и несомненно этим путем были получены многие расы наших обыкновенных домашних форм. Так, среди пород свиней лейчестерская свинья была выведена во второй половине XVIII века в Англии в результате смешения местной породы с неаполитанской и китайской свиньей. Беркширская раса там же несколько позже путем скрещивания местных свиней с тонкинской породой и т. д. Такие же данные можно извлечь из специальной литературы о породах собак, кур и вообще почти каждого культурного животного или растения.

Приведенных немногих примеров вполне достаточно, чтобы показать, что в животноводстве и растениеводстве при получении новых форм главная роль принадлежит мутациям и комбинациям, к которым присоединяется затем и подбор. В одних

Ня черино тунд
костовоу ели
под била. Ма
дрные расодл
жине живине.
Охетини пред
которая резко
ра—размноженне
алосамвых.

одним или несколькими
законов Менделя. При эт
мы видели выше, несколь
или. Среди подобных фор
готовые в строго определе
тотные на 2 гетерозиготн
12 гетерозиготных в слу
это отношение и в даль

что касается до а
сплодотворению, если т
тство гомозиготных, что
ваться с каждым нов
з-пляющих—все бол
мозиготные особи про
ое время расщепляю
ило последних долж
самооплодотворяющиеся
и дбара, так сказать,
рах сильно уменьша
размножения.

Совершенно иначе
организмов. Специаль-
ная неизбелным при-
чем в генотипическо-
мобилизует в вообше в
различительной сос-
тоянии, однажды
размер, однажды
разное скрещивания
разделение на 4 т
в колониях этих гвб

у подобных организмов достаточно производить подбор всего один раз, и затем можно быть вполне уверенным, что все желательные для нас свойства сохранятся и в дальнейших поколениях, пока размножение будет идти только бесполом путем.

Непозмеримо труднее производить подбор у тех организмов, где самооплодотворения не бывает, и потомство получается от пары особей. К числу подобных, как говорится, *аллогамов* относятся и некоторые культурные растения в роде хотя бы конопля, а главное все наши домашние животные.

Отметим прежде всего одну чрезвычайно существенную особенность, которая резко отличает свободное—происходящее без всякого подбора—размножение автогамных организмов от такого же размножения аллогамных.

Предположим, произошло скрещивание двух форм, отличавшихся одним или несколькими признаками, и затем их расщепление в силу законов Менделя. При этом уже во втором поколении появляется, как мы видели выше, несколько типов в определенном числовом отношении. Среди подобных форм имеются всегда и гомозиготные и гетерозиготные в строго определенном же отношении друг к другу (2 гомозиготных на 2 гетерозиготных в случае моногибридов, 4 гомозиготных на 12 гетерозиготных в случае дигибридов и т. д.). Сохранится ли однако это отношение и в дальнейшем?

Что касается до автогамных организмов, то благодаря их самооплодотворению, если только не произойдет нового скрещивания, то число гомозиготных, чистых и постоянных далее особей будет увеличиваться с каждым новым поколением, а число гетерозиготных, расщепляющихся—все более и более уменьшаться. Причина этому в том, что гомозиготные особи производят лишь себе подобных, а гетерозиготные все время расщепляются на гомозиготные и гетерозиготные, так что число последних должно неизбежно падать. В результате автогамные самооплодотворяющиеся организмы имеют тенденцию и без всякого подбора, так сказать, очищаться от гетерозиготных форм, число которых сильно уменьшается после нескольких поколений нормального размножения.

Совершенно иначе обстоит в этом отношении дело у аллогамных организмов. Специальный анализ этого вопроса показывает, что благодаря неизбежному при этом скрещиваниям в каждом поколении различных в генотипическом отношении форм число гетерозигот несколько не убывает и вообще все следующие поколения сохраняют при этом тот же приблизительно состав, как и второе поколение гибридов. Если, например, однажды у какого-нибудь вида животных произошло дигибридное скрещивание и затем во втором поколении помесей произошло расщепление на 4 типа в отношении 9 : 3 : 3 : 1, то и все следующие поколения этих гибридов при полном отсутствии подбора и совершенно

свободном размножении будут состоять из тех же самых типов и при-
близительно в том же самом отношении ¹⁾).

Конечно, это положение вещей существенно изменяется, если на
подобную популяцию начинает действовать подбор. Однако пока он
сохраняет характер массового подбора, сводящегося к уничтожению
особей одного какого-нибудь типа, как это обычно бывает в природе,
его действие сказывается довольно медленно, а, главное, и при этом
не происходит выделения чистых гомозиготных рас. В самом деле,
предположим, что если бы не было совсем подбора, каждое поколение
организмов данного вида состояло бы из смешения 4 типов AB , Ab ,
 aB и ab в отношении $9 : 3 : 3 : 1$, а подбор (искусственный или есте-
ственный—это все равно) уничтожает два средних типа Ab и aB .
Однако и при этом они будут все время нарождаться в каждом новом
поколении благодаря расщеплению гетерозиготных форм типа AB , хотя
и в меньшем количестве, чем если бы подбора совсем не было, а,
главное, чистых форм строения AB , которых и нужно получить, все же
при этом не возникнет сколько-нибудь больше, чем при отсутствии
подбора.

Очевидно, и здесь, чтобы добиться желательного результата, не-
обходим *индивидуальный подбор, основанный не столько на ка-
чествах самой особи, сколько на характере ее потомства*. До-
биться здесь желательного результата путем однократного или двукрат-
ного подбора (если только дело не идет о чисто рецессивных формах)—
весьма почти невозможная, так как гомозиготные формы при нескольких
отличиях между исходными формами попадают очень редко среди
гетерозиготных особей и подобрать сразу две таких гомозиготы можно
только при исключительном счастье.

Громадную помощь во всех случаях подобного рода оказывает
знакомство с законами Менделя и всеми вытекающими из них след-
ствиями, и в этом отношении современные селекционеры вооружены
гораздо лучше своих предшественников, которые должны были действо-
вать ощупью и наугад. Еще более важным является при этом изучение
каждой культурной формы со стороны ее наследственных свойств или,
как говорят теперь, ее менделистический анализ, хотя в этом отношении
для большинства наших культурных растений и особенно животных
сделано еще очень мало. «Если знать какое-нибудь растение в этом
отношении так же хорошо, как я знаю *Antirrhinum majus* и некоторые
близкие к нему виды, говорит Баур, то отнюдь не особенно трудно
указать для каждой любой задачи разведения, например, соединения
той или иной формы роста с цветками определенной формы, окраски
и величины и т. д.,—вообще разрешима ли она и, если да, то в какое
время и каким именно путем ее проще всего разрешить. Однако из

¹⁾ Подробнее об этом см. в новых изданиях не раз упоминавшейся книги
Баура (3).

наших культурных растений еще нет ни одного, которое было бы анализировано столь подробно, хотя для горохов, пшениц, ячменей и некоторых других растений это составляет лишь вопрос времени... Наши домашние животные известны в этом отношении гораздо хуже».

Мы видим, таким образом, что при разведении самых различных домашних животных и растений главная роль принадлежит отдельному индивиду, а не массе особей, и место массового подбора, происходящего в природе, занимает индивидуальный подбор. В связи с этим отпадает необходимость тщательного подбора в течение долгого времени и большого числа поколений, но зато выдвигается на первый план необходимость предварительного анализа наших домашних пород. Таковы самые основные положения *учения о селекции организмов*, для более подробного ознакомления с которой читатель должен обратиться к другим источникам, хотя бы к книгам Баура (3), Фрувирта (9) и Кронахера (13).

Нам остается сказать несколько слов о значении подбора, мутаций и комбинаций *в жизни человеческого общества*. Конечно, уже а priori не может быть сомнения в том, что человек не может составлять в этом отношении какого-либо исключения, и к нему должно быть приложено все то, что справедливо и для эволюции всех организмов вообще и для домашних животных и растений в частности. Однако вопрос этот настолько интересен и важен, что безусловно требует особого рассмотрения.

Что касается прежде всего до *мутаций*, то хотя, вероятно, они встречаются и у человека, как и у всех вообще организмов, но до сих пор у нас нет ни одного точно установленного случая этого рода в человеческом обществе, про который можно было бы уверенно сказать, что это именно мутация, а не комбинация. Последнее всецело объясняется тем, что для решения такого вопроса нужен опыт, а подобного рода опыты совершенно невозможны в приложении к человеку. Кроме того здесь примешивается и еще одно обстоятельство следующего характера.

Многие склонны думать, что возникающие время от времени зачатки наследственных болезней человека обязаны своим появлением мутационной изменчивости, при чем подобные мутации вызываются отравлением половых клеток алкоголем и другими ядами. Примем эту возможность за доказанную (хотя данный вопрос трудно считать окончательно решенным) и посмотрим, как будет идти развитие подобной новой мутационной особенности.

Большинство известных мутаций носит, как мы видели выше, рецессивный характер: таковы же очень многие наследственные болезни человека. Следовательно, если под влиянием алкоголя или другой причины в половых клетках данного лица появился новый рецессивный зачаток (хотя бы эпилепсии, слабоумия и т. п.), то он не может про-

в следующем поколении: в последнем будет доминировать нормальное здоровое состояние другого родителя, и все дети будут при этом доминантными по внешности, хотя и гетерозиготными по внутренней структуре, т. е. их можно будет обозначить символами Aa или DR (доминантно-рецессивная форма). Члены этого первого поколения, происходящего от лица, испытавшего мутацию в половых клетках, имеют все шансы вступить в брак тоже со здоровыми, т. е. с доминантными, особями—следовательно, появление рецессивной формы (aa или RR) ни в коем случае не может иметь места и в их потомстве: часть его будет чистыми доминантными формами AA или DD и часть гетерозиготными, только по внешности доминантными, Aa или DR . Если случайно вступят в брак друг с другом именно две такие формы этого второго поколения (т. е. двоюродный брат с двоюродной сестрой), то в их потомстве, действительно, может появиться чистая рецессивная форма строения aa или RR , и это будет первым случаем внешнего проявления мутации, зачаток которой возник уже тремя поколениями раньше.

Сколько же времени пройдет между возникновением этой мутации в половых клетках и проявлением ее в потомстве данного лица? Приблизительно около 100 лет, ибо именно такой промежуток обычно отделяет три человеческих поколения друг от друга.—При этом мы взяли еще самый благоприятный случай: родственный брак двух гетерозиготных в данном отношении особей уже в третьем поколении. Гораздо вероятнее, что это случится уже не в третьем, а в шестом, девятом или еще более позднем поколении, т. е. мутация проявится впервые через 200—300 и более лет. Значит, в настоящее время в человеческом обществе проявляются те рецессивные мутации, которые возникли самое раннее в эпоху наполеоновских войн, а вернее во время нашего смутного времени или еще раньше. Вот почему так и трудно установить в каждом отдельном случае, имеем ли мы здесь дело, действительно, с новой мутацией или же со случаем комбинативной изменчивости.

Что подобные вычисления отнюдь не лишены известной реальной основы, видно из следующего случая, который приводит в своей книге Лепи (14). Во второй половине прошлого столетия в одном маленьком швейцарском местечке наблюдалось сразу в 6 семействах 15 случаев особого нервного страдания—спинно-мозговой атаксии. Последняя относится к числу рецессивных наследственных болезней и поэтому не была известна среди ближайших предков этих больных, однако при внимательном изучении их родословных удалось установить, что все шесть семейств, в которых наблюдались больные, происходят от некоего Глазера, родившегося в 1510 году. Отсюда само собою напрашивается предположение, что зачаток спинно-мозговой атаксии возник мутационным путем в половых клетках этого Глазера, а проявился лишь спустя 10—11 поколений, когда между его потомками стали происходить родственные скрещивания.—Как бы то ни было,

существование мутации и у человека вряд ли может возбуждать особые сомнения.

Как и у других организмов, главным источником наследственных изменений у человека являются *комбинации*, возникающие от скрещивания особей, относящихся к различным человеческим расам. Число последних, как известно, довольно велико и, например, население Европы представляет собою смешение не менее как четырех главных рас: северной, средиземноморской, альпийской и динарской, к которым присоединяются и некоторые иные элементы (монгольский на востоке, арабский на юго-западе, еврейский по всей Европе и т. д.). В чистом виде эти расы ныне уже более не встречаются, ибо каждый из европейских народов представляет собою сложную смесь всех этих элементов и та или иная раса может быть в нем только преобладающей. Так как расовые отличия касаются почти всех главных систем органов человеческого тела, то понятно, какое широкое поле открывается при этом для комбинативной изменчивости и сколько при этом получается различных новообразований от скрещивания.

Впрочем, число их, а главное распространение было бы еще более значительным, если бы и в жизни человеческого общества не было третьего из наших главных факторов изменчивости, а именно *подбора*. Как и везде, подбор является здесь не только закрепителем, но и регулятором вновь возникающих изменений, и благодаря ему каждое человеческое общество является гораздо менее пестрым, чем если бы совсем не было этого важного фактора.

О подборе у человека имеется довольно много работ, из которых особенно можно отметить прекрасные книги двух немецких исследователей — Шальмайера (20) и Лейца (14). Здесь мы, конечно, можем коснуться этого очень интересного вопроса лишь в самых общих чертах.

Что подбор в человеческом обществе, действительно, происходит, при том по типу массового подбора, вполне аналогично естественному подбору в природе, не может быть, конечно, никаких сомнений. Особенно это становится наглядным, если сравнить многие особенности мало культурных народов с особенностями европейцев, особенно герман. Возьмем, например, близорукость, которая, повидимому, относится к числу наследственных страданий глаз. Несмотря на то, близорукие люди составляют значительный процент среди всех народов, ведущих кочевой или охотничий образ жизни, что объясняется утратением полюбных лиц в процессе естественного отбора. С другой стороны, среди европейского городского населения близорукость в той или иной степени свойственна почти 25% всех взрослых особей. Такое усиление ее всецело объясняется прекращением действия естественного подбора: в условиях городской жизни этот недостаток становится мало ощутимым, отнюдь не мешает его обладателю при-

успевать на жизненной арене и тем самым теряет свою подборную ценность. То же самое можно повторить про обладание ослабленной или астенической конституцией: встречаясь сравнительно редко у народов, живущих в более естественных условиях, она попадает гораздо чаще среди горожан, где условия жизни таковы, что человек может иметь успех в жизни, даже будучи очень слабого физического здоровья.

Но, может быть, подбор действует вообще только при жизни человека в более естественных природных условиях? Что это далеко не так, показывают многие другие наследственные страдания доминантного характера, касающиеся болезней кожи, общего обмена веществ и пр. По самому своему характеру, т. е. благодаря преобладанию каждой такой особенности при скрещиваниях над нормальным, здоровым состоянием, они стремятся к очень широкому распространению в человеческом обществе, чего однако, к счастью, не наблюдается, ибо эти особенности сохранили и в условиях более культурной жизни свою подборную ценность, почему их обладатели все время устраниются из жизни в процессе подбора и качества расы в данном отношении сохраняются на прежней высоте.

Средства, при помощи которых подбор действует в человеческом обществе, носят в значительной степени тот же характер, как и у других организмов. Сюда относятся острые заразные болезни, особенно если они принимают эпидемический характер, голод, влияние которого так сильно сказывалось во многих местах за последнее время, некоторые широко распространенные всегда заболевания в роде туберкулеза и сифилиса, войны и многое другое. К этому присоединяются и некоторые особые обстоятельства, вызванные всецело культурой, в роде известных правовых и хозяйственных отношений, которые придают деятельности подбора в человеческом обществе несколько иной, а именно социальный характер.

Из взаимодействия всех этих факторов и возникает то выживание наиболее приспособленных членов общества, которое может быть названо подбором. Впрочем, во время более спокойных и нормальных периодов человеческой истории последнего времени при этом дело идет не столько о выживании приспособленных и гибели неприспособленных, сколько об оставлении первыми значительно большего потомства, чем вторыми. Под влиянием культуры подбор у человека принимает более смягченный характер и становится главным образом *подбором приспособленности*, чем достигается, конечно, та же самая цель, как и при всяком подборе, ибо центр тяжести лежит всегда при этом не в гибели неприспособленных особей, а в невозможности для них оставить потомство.

Какое громадное значение имеет в данном случае именно плодовитость особи, показывает следующий небольшой расчет. Допустим, что у одной группы человеческого общества от каждой пары родителей

... в 1-й группе ...
... в 2-й группе ...
... в 3-й группе ...
... в 4-й группе ...
... в 5-й группе ...
... в 6-й группе ...
... в 7-й группе ...
... в 8-й группе ...
... в 9-й группе ...
... в 10-й группе ...
... в 11-й группе ...
... в 12-й группе ...
... в 13-й группе ...
... в 14-й группе ...
... в 15-й группе ...
... в 16-й группе ...
... в 17-й группе ...
... в 18-й группе ...
... в 19-й группе ...
... в 20-й группе ...
... в 21-й группе ...
... в 22-й группе ...
... в 23-й группе ...
... в 24-й группе ...
... в 25-й группе ...
... в 26-й группе ...
... в 27-й группе ...
... в 28-й группе ...
... в 29-й группе ...
... в 30-й группе ...
... в 31-й группе ...
... в 32-й группе ...
... в 33-й группе ...
... в 34-й группе ...
... в 35-й группе ...
... в 36-й группе ...
... в 37-й группе ...
... в 38-й группе ...
... в 39-й группе ...
... в 40-й группе ...
... в 41-й группе ...
... в 42-й группе ...
... в 43-й группе ...
... в 44-й группе ...
... в 45-й группе ...
... в 46-й группе ...
... в 47-й группе ...
... в 48-й группе ...
... в 49-й группе ...
... в 50-й группе ...
... в 51-й группе ...
... в 52-й группе ...
... в 53-й группе ...
... в 54-й группе ...
... в 55-й группе ...
... в 56-й группе ...
... в 57-й группе ...
... в 58-й группе ...
... в 59-й группе ...
... в 60-й группе ...
... в 61-й группе ...
... в 62-й группе ...
... в 63-й группе ...
... в 64-й группе ...
... в 65-й группе ...
... в 66-й группе ...
... в 67-й группе ...
... в 68-й группе ...
... в 69-й группе ...
... в 70-й группе ...
... в 71-й группе ...
... в 72-й группе ...
... в 73-й группе ...
... в 74-й группе ...
... в 75-й группе ...
... в 76-й группе ...
... в 77-й группе ...
... в 78-й группе ...
... в 79-й группе ...
... в 80-й группе ...
... в 81-й группе ...
... в 82-й группе ...
... в 83-й группе ...
... в 84-й группе ...
... в 85-й группе ...
... в 86-й группе ...
... в 87-й группе ...
... в 88-й группе ...
... в 89-й группе ...
... в 90-й группе ...
... в 91-й группе ...
... в 92-й группе ...
... в 93-й группе ...
... в 94-й группе ...
... в 95-й группе ...
... в 96-й группе ...
... в 97-й группе ...
... в 98-й группе ...
... в 99-й группе ...
... в 100-й группе ...

остаётся и достигает взрослого состояния в среднем трое детей, а среди представителей другой группы—четыре. Примем кроме того, что обе эти группы в начале вполне равны друг другу и составляют каждая по 50% данного общества, а средняя продолжительность каждого поколения составляет 33 года. Оказывается, что при этих условиях спустя три поколения, т. е. уже через 100 лет, первая группа, имеющая в среднем 3 ребенка, понизится в своей численности до 28%, а вторая группа, имеющая в среднем их 4, повысится до 72%. Через 300 лет отношение этих групп будет уже равно 7 : 93. А, если еще допустить, что благодаря более поздним бракам для первой группы характерны 3 поколения в столетие, а для второй 4, то через 300 лет первая группа составит всего 1% населения, а вторая—99%.

К сожалению, нельзя не признать, что за последнее время подбор плодovitости принял в человеческом обществе совершенно нежелательный и опасный характер. У людей, живущих в природных условиях, большое число детей является во многих отношениях очень выгодным, тогда как в условиях культурной жизни теперь наблюдается как раз обратное, и одно это ведет к резкому падению рождаемости, наблюдаемому в настоящее время почти повсеместно. Однако само по себе это не было бы еще так опасно, если бы такое падение рождаемости было бы равномерным в различных классах или особенно если бы «верхи» человеческого общества размножались бы скорее «низов»¹⁾. Однако, к сожалению, в действительности наблюдаются всюду как раз обратные отношения и падение рождаемости особенно резко бросается в глаза среди представителей наиболее образованного, культурного и галантливого слоя. Неизбежным результатом этого (результатом, который не раз имел уже место в истории) должно явиться понижение качества расы и вытеснение ее другими.

Отсюда становится понятным возникновение особого направления, получившего название *евгеники*, которое стремится к улучшению человечества путем создания в процессе размножения лучших комбинаций наследственных зачатков и устранения худших, для чего, конечно, должны быть предварительно изучены все влияния, которые улучшают или ухудшают прирожденные качества расы. Основателем этого направления является Гальтон, начавший пропаганду евгенических идей в самом начале нашего столетия (10), при чем в настоящее время эти идеи получили самое широкое распространение во многих странах, особенно в Англии, Америке и Германии. Останавливаться здесь на евгенике, конечно, отнюдь не входит в нашу задачу, для чего читатель должен обратиться к другим источникам—например, к упомянутым выше книгам Шалльмайера (20), Ленца (14) или Поппе и Джонсона (19). Однако

¹⁾ Под «верхами» и «низами» мы понимаем здесь, конечно, отнюдь не какие-нибудь сословные или имущественные различия, а исключительно то, что, действительно, делает тех или иных людей «мозгом» или «душой» нации.

нельзя не отметить самую тесную связь этого направления с учением о подборе, что признавал и основатель последнего—Дарвин, как это видно из его следующих слов в книге о «Происхождении человека» (6). «Человек изучает с величайшею заботливостью свойства и родословную своих лошадей, рогатого скота и собак, прежде чем соединить их в пары; но когда дело касается его собственного брака, он редко или никогда не выказывает подобной осмотрительности... А между тем он мог бы способствовать разумным подбором не только развитию физического сложения и наружности своих потомков, но и развитию умственных и нравственных качеств... Однако подобные желания относятся к области утопий и никогда не будут даже отчасти осуществлены в действительности до тех пор, пока законы наследственности не сделаются вполне известными. Всякий, кто способствует достижению этой цели, оказывает большую пользу человечеству».

Дарвин. Прирученные жи-
вотные т. III.
Коповой т. III.
В. А. Дарвин.
Классификация де-
ржав. Социальная физика
С.-Петербург. 1869.
Quetelet. Anthropométrie
Pearson. Грамматика наук

В. А. Дарвин.
Nat. History
Casteel and Phillips.
1 В. А. Д. 6. 1869.
Caste. Carpenter. Clark
Dorime ster
Fischer
Goebel.
Klebs.
Pearson, Wright and Lee
Peter

Указатель литературы.

Этот указатель литературы отнюдь не претендует на какую-либо полноту. В нем приведены лишь те сочинения, на которые приходилось делать ссылки в тексте, почему сюда и вошли лишь важнейшие и руководящие произведения.

ГЛАВА I.

- 1) Дарвин. Прирученные животные и возделанные растения.— Собрание сочинений в изд. Поповой т. III.
- 2) Galton. Natural inheritance. London, 1889.
- 3) Johannsen. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2 Aufl. Jena, 1913.
- 4) Кетлэ. Социальная физика или опыт о развитии способностей человека. Брюссель, Париж, С.-Петербург. 1869. [перепечат. в Изв. Киев. Коммерч. Инст. за 1910, 1911, 1913 г.].
- 5) Quetelet. Anthropométrie ou mesure des différentes facultés de l'homme. Bruxelles, 1871.
- 6) Пирсон. Грамматика науки. „Библиотека современной философии“. Изд. Шаповникова.

По вопросу о внешних и внутренних факторах изменчивости:

- 7) Bonnier. Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin.— Ann. Sc. Nat. Botan. (7) 20. 1895.
- 8) Casteel and Phillips. Comparative variability of drones and workers of the honey bee.— Biol. Bull. 6. 1903.
- 9) Castle, Carpenter, Clark, Mast and Barrows. The effects of inbreeding crossbreeding and selection upon the fertility and variability of *Drosophila*.—Proc. Am. Acad. Arts and Sciences 41. 1906.
- 10) Dorfmeister. Ueber die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperiode angewandter Warmgrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge.— Mitt. Naturw. Ver. Steiermark. 2. 1864.
- 11) Fischer. Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenese der Vanessen. Berlin, 1894.
- 12) — Neue experimentelle Untersuchungen und Betrachtungen über das Wesen und die Ursachen der Aberrationen in der Faltergruppe Vanessa. Berlin, 1896.
- 13) — Beiträge zur experimentellen Lepidopterologie.— Ill. Zeit. f. Entomol. 2. 1897, 3. 1898, 4. 1899, 5. 1900.
- 14) — Lepidopterologische Experimentalforschungen. Allg. Zeit. f. Entomol. 6. 1901, 8. 1903.
- 15) Гаевская. Изменчивость у *Artemia salina*.—Труды Зоол. Лаб. и Севастоп. Биол. Станции Ак. Н. II: № 3. 1916.
- 16) Goebel. Organographie der Pflanzen. 2 Aufl. Jena, 1911.
- 17) Клебс. Произвольное наименование растительных форм Изд. Сабашниковых. М. 1905.
- 18) Klebs. Studien über Variation.—Arch. Entw. Mech. 24. 1907.
- 19) Pearson, Wright and Lee. A cooperative study of queens, drones and workers in *V. sp. vulgaris*.—Biometrika 5. 1907.
- 20) Peter. Experimentelle Untersuchungen über individuelle Variation in der tierischen Entwicklung.—Arch. Entw. Mech. 27. 1909.
- 21) — Neue experimentelle Untersuchungen über die Grösse der Variabilität und ihre biologische Bedeutung.—Arch. Entw. Mech. 31. 1911.

- 22) Филиппченко. Этюды по изменчивости. 1. Изменчивость в молодом и взрослом состоянии у низших ракообразных. Тр. Игр. Общ. Ест. 52. 1921.
- 23) — 2. Изменчивость у самцов и самок низших ракообразных. Тр. Игр. Общ. Ест. 53. 1922.
- 24) — 3. Ueber die Variabilität der Collembolen.—Zeit. ind. Abst. Ver. 30. 1923.
- 25) Pictet. Variation des papillons provenant des changements d'alimentation et de leur chenilles et de l'humidité.—Arch. sc. phys. et nat. Genève. 16. 1903.
- 26) Schmankewitsch. Ueber das Verhältniss von Artemia salina M. Edw. zur Artemia muhlhauseni M. Edw. und dem Genus Branchipus Schaff.—Zeit. wiss. Zool. 25. 1875.
- 27) Selzer. Ueberführung der Hochgebirgsform eines Schmetterlings in eine solche der Ebene.—Umschau 18. 1914.
- 28) Standfuss. Handbuch der palaarktischer Grossschmetterlinge. Iena. 1896.
- 29) Tower. An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa — Carnegie Institut. Washington Publicat. 48. 1906.
- 30) Vernon. The effects of the environment on the development of echinoderm larva — Phil. Trans. R. Soc. London. 186. 1895.
- 31) Walton. Variability and amphimixis.—Amer. Natur. 49. 1915.
- 32) Warren. An observation on inheritance in parthenogenesis.—Proc. R. Soc. 65. 1899.
- 33) — Variation and inheritance in the parthenogenetic generations of the Aphis Hya-lopterus triphodus.—Biometrika 1. 1902.
- 34) Weismann. Studien zur Descendenz-Theorie. Leipzig. 1875.
- 35) — Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektions-Theorie. Iena. 1886.
- 36) Woltereck. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speciell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden.—Verh. D. Zool. Ges. 1909.
- 37) — Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren.—Intern. Revue der gesamten Hydrobiologie. 9. 1920.

ГЛАВЫ II и III

- 1) Bateson. Materials for the study of variation. London. 1894.
- 2) Biometrika. — A journal for the statistical study of biological problem founded by W. F. R. Weldon, Francis Galton and Karl Pearson, edited by K. Pearson
- 3) Davenport. Quantitative studies in the evolution of Pecten. III. Comparison of Pecten opercularis from three localities of the British Isles.—Proc. Amer. Acad. 39. 1903.
- 4) — Statistical methods with special reference to biological variation. 3-d edition New-York. 1914.
- 5) Davenport and Blankinship. A precise criterion of species.—Science. 7. 1898.
- 6) Davenport and Bullard. Studies in Morphogenesis. VI. A contribution to the quantitative study of correlated variation and the comparative variability of the sexes.—Proc. Amer. Acad. 32. 1896.
- 7) Duncker. Die Methode der Variations-Statistik.—Arch. Entw. Mech. 8. 1899.
- 8) — Syngnathiden Studien. I. Variation and Modification bei Siphonostoma typhle L. Mitteil. naturhist. Mus. Hamburg. 25. 1908.
- 9) Elderton. Frequency curves and correlation. London.
- 10) Galton. Family likeness in stature.—Proc. R. Soc. London. 40. 1886.
- 11) — Natural inheritance. London. 1889.
- 12) Iohannsen. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2 Aufl. Iena. 1913.
- 13) Леонтович. Элементарное пособие к применению методов Gauss'a и Pearson'a. Киев. 1909 — 1911.
- 14) Ludwig. Die pflanzlichen Variationscurven und die Gauss'sche Wahrscheinlichkeitscurve.—Bot. Centrbl. 73. 1898.
- 15) Орженцкий. Сводные признаки.—Временник Демид. Юрид. Лицея. 1910.
- 16) Pearson. Contributions to the mathematical theory of evolution. I. On the dissection of frequency curves.—Phil. Trans. R. Soc. London. 185 A. 1894.
- 17) — II. Skew variation in homogeneous material.—Ibid. 186 A. 1895.
- 18) — III. Regression, heredity and panmixia.—Ibid. 187 A. 1896.
- 19) Pearson and Filon.—IV. On the probable errors of frequency constants and on the influence of random selection on variation and correlation.—Ibid. 191 A. 1898
- 20) Pearson.—X Supplement to a memoir on skew variation. Ibid. 197 A. 1901.
- 21) — On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables in such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling.—Philosoph. Mag. 1900.
- 22) — On the systematic fitting of curves to observations and measurements.—Biometrika 1. 1902.

- 23) Pearson. On the probable errors of frequency constants.—*Biometrika* 2. 1903.
- 24) — A rejoinder.—*Biometrika* 4. 1905.
- 25) Пирсон. Грамматика науки. „Библиотека современной философии“. Изд. Шиповника.
- 26) Philpitschenko. Studien über Variabilität. 3. Ueber die Variabilität der Collembolen.—*Zeit. ind. Abst. Ver.* 30. 1923.
- 27) Слуцкий. Теория корреляции и элементы учения о кривых распределения.— Изв. Киев. Коммерч. Института XVI. 1912.
- 28) de Vries. Ueber halbe Galton-Kurven als Zeichnen discontinuierlicher Variation.—*Ber. deutsch. bot. Ges.* 12. 1894.
- 29) — Eine zweigipfelige Variations-Kurve.—*Arch. Entw. Mech.* 2. 1895.
- 30) Weldon. *Palaeonetes varians* in Plymouth.—*Journ. Marine. Biol. Assoc.* 1. 1892.
- 31) — On certain correlated variations in *Carcinus moenas*.—*Proc. R. Soc. London.* 54. 1893.

ГЛАВА IV.

- 1) Хохлов. Исследование длины хоботка у рабочей пчелы.—*Пчелопольное Хозяйство*, вып. 2. 1916.
- 2) Cuvier. *Recherches sur les ossements fossiles*. 4-me éd. 1834.
- 3) Дарвин. Прирученные животные и возделанные растения.—Собрание сочинений в изд. Поповой. Т. III.
- 4) Davenport and Blankinship. A precise criterion of species.—*Science* 7. 1898.
- 5) Galton. Correlation and their measurement, chiefly from anthropometric data.—*Proc. R. Soc. London.* 45. 1888.
- 6) — Natural inheritance. London. 1889.
- 7) Гордягин. Наблюдения над изменчивостью *Anemone patens* L.—*Труды Общ. Ест. Казан. Унив.* 49. 1920.
- 8) Heincke. *Naturgeschichte des Herings*.—*Abh. D. Seefisch. Ver.* 2. 1898.
- 9) Pearson. Mathematical contributions to the theory of evolution. III. Regression, heredity and panmixia.—*Phil. Trans. R. Soc. London.* 187 A. 1896.
- 10) Pearson and Filon. On the probable errors of frequency constants and on the influence of random selection on variation and correlation. *Phil. Trans. R. Soc. London.* 191A. 1898.
- 11) Pearson. On the law of ancestral heredity.—*Proc. R. Soc. London.* 62. 1898.
- 12) — On the correlation of characters not quantitatively measurable.—*Phil. Trans. R. Soc. London.* 195 A. 1900.
- 13) Пирсон. Грамматика науки. „Библиотека современной философии“. Изд. Шиповника.
- 14) Pearson and Lee. On the laws of inheritance in man. I. Inheritance of physical characters.—*Biometrika* 2. 1903.
- 15) Pearson. On the inheritance of the mental and moral characters in man, and its comparison with the inheritance of the physical characters.—*Biometrika* 3. 1904.
- 16) Филипченко. Биологические виды термесов и их статистическое различие.—*Зоол. Вестник* 1. 1916.
- 17) — Изменчивость и наследственность черен у млекопитающих. I.—*Рус. Арх. Анат. Гист. Эмбр.* 1. 1916.
- 18) — Изменчивость у пчел и вариационная статистика. *Зоологич. Вестник* 2. 1918.
- 19) de Vries. *Die Mutationstheorie*. Leipzig. Bd. 1. 1901.
- 20) Yule U. On the significance of Bravais' formulae for regression.—*Proc. R. Soc. London.* 60. 1897.
- 21) — On the theory of correlation.—*Journ. R. Stat. Soc.* 60. 1897.

ГЛАВА V.

- 1) Banta. Selection in Cladocera on the basis of a physiological character.—*Carn. Instit. of Washington Public.* 305. 1921.
- 2) Baur. *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*. 2 Aufl. Berlin. 1914. 3—4 Aufl. 1919.
- 3) Castle. The inconstancy of unit-characters.—*Amer. Natur.* 46. 1912.
- 4) — Pure lines and selection.—*Journ. Heredity* 5. 1914.
- 5) Castle and Phillips. Piebald rats and selection. an experimental test of the effectiveness of selection and of the theory of gametic purity in mendelian crosses.—*Carn. Instit. of Washington Publicat.* 195. 1914.
- 6) Castle. *Genetics and eugenics*. Cambridge. 1 ed. 1916, 2 ed. 1920.
- 7) Дарвин. Происхождение видов.—Собрание сочинений в изд. Поповой т. I
- 8) — Прирученные животные и возделанные растения.—*Ibid.* Т. III

- 9) East. The transmission of variations in the potato in asexual reproduction. — Connect. Agric. Exp. Station Report. 1909—1910.
- 10) Ewing. Pure lines inheritance and parthenogenesis. — Biol. Bull. 26. 1914.
- 11) Fruwirth. Versuche zur Wirkung der Auslese. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 3. 1916.
- 12) Galton. Natural inheritance. London. 1869.
- 13) — The average contribution of each several ancestor to the total heritage of the offspring. — Proc. R. Soc. London. 61. 1897.
- 14) Goldschmidt. Einführung in die Vererbungswissenschaft 3te Aufl. Leipzig. 1920.
- 15) — Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. — Vort. u. Aufsätze von Roux. 24. 1920.
- 16) Hanel. Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von *Hydra grisea*. — Jena. Zeit. f. Naturw. 43. 1907.
- 17) Hegner. Heredity, variation and the appearance of diversities during the vegetative reproduction of *Arcella dentata*. — Genetics. 4. 1919.
- 18) Jennings. Heredity, variation and evolution in Protozoa. II. Heredity and variation of size and form in *Paramecium*. — Proc. Amer. Phil. Soc. 47. 1908.
- 19) — Experimental evidence on the effectiveness of selection. — Amer. Natur. 44. 1910.
- 20) — Heredity, variation and the results of selection in the uniparental reproduction of *Diffugia corona*. — Genetics. 1. 1916.
- 21) — Variation in uniparental reproduction. — Amer. Nat. 56. 1922.
- 22) Johannsen. Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena. 1903.
- 23) — Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena. 1. Aufl. 1909; 2. Aufl. 1913.
- 24) — The genotype conception of heredity. — Amer. Natur. 45. 1911.
- 25) Lashley. Results of continued selection in *Hydra*. — Journ. Exp. Zool. 20. 1916.
- 26) Mac Dowell. Bristle inheritance in *Drosophila*. — Journ. Exp. Zool. 1—19. 1915.
- 27) — Piebald rats and multiple factors. — Amer. Natur. 50. 1916.
- 28) Mendiola. Variation and selection within clonal lines of *Lemna minor*. — Genetics. 4. 1919.
- 29) Middleton. Heritable variations and the results of selection in the fission rate of *Stylonychia pustulata*. — Journ. Exp. Zool. 19. 1915.
- 30) Payne. Selection for high and low bristle number in the mutant strain «reduced». — Genetics 5. 1920.
- 31) Pearl and Surface. Is there a cumulative effect of selection? — Zeitschr. ind. Abst. Ver. 2. 1909.
- 32) Pearl. Inheritance in «blood lines» in breeding animals. — Ann. Rep. Amer. Breed. Ass. 6. 1911.
- 33) — Inheritance of fecundity in the domestic fowl. — Amer. Natur. 45. 1911.
- 34) — Seventeen years selection of a character showing sex-linked mendelian inheritance. — Amer. Natur. 49. 1915.
- 35) Pearson. Mathematical contributions to the theory of evolution. III. Regression, heredity and panmixia. — Phil. Trans. R. Soc. London. 187 A. 1896.
- 36) — Mathematical contributions etc. On the law of ancestral heredity. — Proc. R. Soc. London. 62. 1898.
- 37) — Mathematical contributions etc. VI. Genetic (reproductive) selection: inheritance of fertility in man and of fecundity in thorough-bred race horses. — Phil. Trans. R. Soc. London. 192 A. 1899.
- 38) Пирсон. Грамматика науки. «Библиотека современной философии». Изд. Шиповника.
- 39) Plate. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Aufl. Leipzig. 1913.
- 40) Root. Inheritance in the asexual reproduction of *Centropyxis aculeata*. — Genetics. 3. 1918.
- 41) Shull. «Genotypes», «biotypes», «pure lines» and «clones». — Science. 35. 1912.
- 42) Sturtevant. An analysis of the effect of selection. — Carn. Inst. Washington Publicat. 264. 1918.
- 43) Tower. An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. — Carn. Inst. of Washington Publicat. 48. 1906.
- 44) Vogler. Versuche über Selektion und Vererbung bei vegetativer Vermehrung von *Allium sativum*. — Zeit. ind. Abst. Ver. 11. 1914.
- 45) Вейсманн. Всенепустество естественного подбора. Изд. журнала «Научное Обозрение». СПб. 1894.
- 46) Woltereck. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speciell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei *Daphniden*. — Verh. D. Zool. Ges. 1909.
- 47) Zeleny. The effect of selection for eye facet number in the white bar-eye race of *Drosophila melanogaster*. — Genetics. 7. 1922.

Bates and Saunders
 Blakeslee
 Blaringhem
 Castle
 Correns
 Дарвин
 Davis
 Dettlisen
 Dobell
 Domin
 Fischer
 Friedmann
 Fruwirth
 Gates
 Geertes
 Gerschler
 Goldschmidt
 Hagedorn
 Heribert-Nilsson

F. J. A. B. A. VII.

- 1) Allen. The heredity of coat colour in mice.—Proc. Americ. Acad. Arts. Sc. 40. 1904.
- 2) Atkinson. Sorting and blending of «unit characters» in the zygote of *Oenothera* with twin- and triplet hybrids in the first generation.—Zeit. ind. Abst. Ver. 16. 1916.
- 3) — Quadruple hybrids in the F_1 generation from *Oenothera nutans* and *Oenothera pycnocarpa*.—Genetics. 2. 1917.
- 4) Bateson. Materials for the study of variation. London. 1894.
- 5) Bateson and Saunders. Reports of the Evolution Committee. 1. 1902.
- 6) Baur. Vererbungs- und Bastardierungs-versuche mit *Antirrhinum*.—Zeit. ind. Abst. Ver. 3. 1910.
- 7) — Untersuchungen über die Vererbung von Chromatoplasmen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*.—Zeit. ind. Abst. Ver. 4. 1910.
- 8) — Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2-te Aufl. Berlin. 1914. 3—4 Aufl. 1919.
- 9) — Mutationen von *Antirrhinum majus*.—Zeit. ind. Abst. Ver. 19. 1918.
- 10) Blakeslee. Types of mutations and their possible significance in evolution.—Amer. Nat. 55. 1921.
- 11) — Variation in *Datura* due the changes in chromosome number.—Amer. Nat. 56. 1922.
- 12) Blaringhem. Production d'une espèce élémentaire nouvelle de maïs par traumatisme.—Comptes rendus Ac. Sc. Paris. 1906.
- 13) — Production par traumatisme et fixation d'une variété nouvelle de Maïs, le Zea Mays var. pseudo-androgyna.—Comptes rendus Ac. Sc. Paris. 1906.
- 14) — Les mutations de la bourse à Pasteur.—Bull. scient. France Belg. 44. 1911.
- 15) Castle. Some new varieties of rats and guinea pigs and their relation to problem of color inheritance.—Amer. Natur. 48. 1914.
- 16) Correns. Der Uebergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei Laubblättern und gestreift blühenden *Mirabilis*-Sippen.—Ber. deutsch. bot. Ges. 28. 1910.
- 17) Дарвин. Прирученные животные и возделанные растения.—Собрание сочинений и над Поповой, т. III.
- 18) Davis. Genetical studies in *Oenothera*. I—IV. Amer. Nat. 44. 1910, 45. 1911, 46. 1912, 47. 1913. V. Zeit. ind. Abst. Ver. 12. 1914.
- 19) — *Oenothera neo-lamarckiana*, hybrid of *O. franciscana* and *O. biennis*.—Amer. Nat. 50. 1916.
- 20) — Hybrids of *Oenothera biennis* and *Oenothera franciscana* in the first and second generations.—Genetics. 1. 1916.
- 21) Detlefsen. A new mutation in the house mouse.—Amer. Nat. 55. 1921.
- 22) Dobell. Some recent work on mutation in microorganisms.—Journ. Genet. 2. 1912.
- 23) Domin. Studien zur Entstehung der Arten durch Mutation. I.—Beitr. Bot. Centrbl. 23. 1908.
- 24) Fischer. Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften.—Allg. Zeit. f. Entom. 6. 1901.
- 25) Friedmann. Bemerkungen über *Chelidonium laciniatum*.—Öfvers Finska Vet. Soc. Forh. 54. 1911—12.
- 26) Fruwirth. Spontane vegetative Bastardspaltung.—Arch. R. Ges. Biol. 9. 1911.
- 27) Gates. The chromosomes in *Oenothera*.—Science. 27. 1908.
- 28) — Somatic mitoses in *Oenothera*.—Annals of Botany. 26. 1912.
- 29) — Breeding experiments which show that hybridisation and mutation are independent phenomena.—Zeit. ind. Abst. Ver. 11. 1911.
- 30) — The mutation factor in evolution. London. 1915.
- 31) Gates and Thomas. A cytological study of *Oenothera mut. lata* and *Oe. mut. semilata* in relation to mutation.—Quart. Journ. Micr. Sc. 59. 1914.
- 32) Geertes. Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera* etc.—Ber. deutsch. bot. Ges. 29. 1911.
- 33) Gerschler. Melanismus bei Lepidopteren als Mutation und individuelle Variation.—Zeit. ind. Abst. Ver. 13. 1915.
- 34) Goldschmidt. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2-te Aufl. Leipzig. 1913. 3 Aufl. 1920.
- 35) Hagedoorn. Origin of two new retrogressive varieties by one mutation in mice.—Univ. California Public. 87. 1908.
- 36) — The genetic factors in the development of the housemouse, which influence the coat colour.—Zeit. ind. Abst. Ver. 6. 1911.
- 37) Heribert-Nilsson. Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation.—Zeit. ind. Abst. Ver. 8. 1912.
- 38) — Kritische Betrachtungen und faktorielle Erklärung der Laeta—Velutina—Spaltung bei *Oenothera*.—Hereditas. 1. 1920.

- 82) de Vries. Intracellulare Pangenesis. Jena. 1889.
- 83) — Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich. Leipzig. Bd I. 1901, Bd II. 1903.
- 84) — Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin. 1906.
- 85) — Gruppenweise Artbildung unter specieller Berücksichtigung der Gattung *Oenothera*. Berlin. 1913.
- 86) — Gute, harte und leere Samen von *Oenothera*.—Zeit. ind. Abst. Ver. 16. 1916.
- 87) — Über monohybride Mutationen. Biol. Centrbl. 37. 1917.
- 88) Вавилов. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Труды III Съезда по Селекции. Саратов. 1920.
- 89) — The law of homologous series in variation.— Journ. of Genetics. 1922.
- 90) Wolff. Über Modificationen und experimentell ausgeloste Mutationen bei *Bacillus prodigiosus* und anderen Schizophyten.—Zeit. ind. Abst. Ver. 2. 1909.

ГЛАВА VIII.

- 1) Allen. Dogs of the american aborigines.—Bull. Mus. Comp. Zool. 63. 1920.
- 2) Baur. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3—4 Aufl. Berlin. 1919.
- 3) — Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Berlin.
- 4) Beal. Sweet pea studies. III. Culture of the sweet pea.—Cornell A. E. S. Bull. 320. 1912.
- 5) Дарвин. Происхождение видов путем естественного подбора. Собрание сочинения в изд. Цоловой, т. I.
- 6) — Происхождение человека и половой отбор.—Ibid, т. II.
- 7) — Прирученные животные и возделываемые растения.—Ibid. т. III.
- 8) Davenport. Inheritance in canaries.—Carn. Inst. Washington Public. 95. 1908.
- 9) Fruwirth. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzen-Züchtung. 3 Aufl. Berlin. 1919.
- 10) Galton. Essays in eugenics. London. 1909.
- 11) Johannsen. Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre. Kultur der Gegenwart III. 4-I. 1915.
- 12) Коржинский. Гетерогенез и эволюция.—Зан. Ак. Н (VIII). 9. 1899.
- 13) Kronacher. Allgemeine Tierzucht. Berlin. 1916.
- 14) Lenz in. Baur, Fischer, Lenz. Grundriss der menschlichen Erblchkeitslehre und Rassenhygiene. 2 B-de. München. 1921.
- 15) Lotsy. Versuche über Arthastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Arthbestand gkeit. Zeit. ind. Abst. Ver. 8. 1912.
- 16) — La théorie du croisement.—Arch. Néerland. (III B.) 2. 1914.
- 17) — Evolution by means of hybridisation. Hague. 1916.
- 18) Филиппченко. Наследование окраски у канареек.—Изв. Рос. Ак. Н. 1919.
- 19) Рореное а. Johnson. Applied eugenics. New-York. 1920.
- 20) Schallmayer. Vererbung und Auslese. 1-te Aufl. Jena. 1920.
- 21) de Vries. Die Mutationstheorie. Leipzig. Bd. I. 1901, Bd. II. 1903.
- 22) Wilson. The history and botanical relationships of the modern rose. Gard. Mag. 24. 3. 1916.

Указатель имен авторов.

- Аллен. 178, 214.
Аткинсон. 195.
- Банга. 145.
Баур. 138, 144, 161 — 164, 177, 190, 207, 209, 213, 220, 221.
Беллард. 78.
Бербенк. 186.
Бернулли. 11.
Биль. 214.
Биффен. 187.
Бтарингем. 161.
Блэксли. 202, 203.
Бланкиншип. 83, 87.
Боннье. 18.
Бравэ. 100, 114.
Бэтсон. 80, 81, 149, 150, 190.
- Вааген. 168.
Вавилов. 208, 209.
Баррен. 25.
Вейсманн. 19, 20, 25, 26, 127.
Вернов. 25, 28.
Вильморен. 131.
Вильсон. 217.
Власов. 11.
Вольтерек. 13, 23, 139.
Вольф. 178.
- Гаселдурв. 177, 178, 189.
Гасковия. 24.
Гальстон. 11, 16, 17, 12, 99, 100, 122 — 126, 129 — 137, 225.
Ганель. 139.
Гаусс. 11, 38, 75.
Гебель. 18.
Гегнер. 145.
Гейнке. 88, 92, 93, 95.
Гериберт Пильссон. 195 — 197, 199.
Гершлер. 176.
Гильгендорф. 168.
Гирте. 200.
Гольцшмидт. 125, 141, 142, 172, 173.
Гордягин. 112.
Гете. 194, 195, 200 — 202, 207.
- Дарвин. 17, 20, 26, 95, 96, 119 — 121, 127, 141, 148 — 150, 152, 167, 168, 210, 212, 214, 226.
- Деглефзен. 178.
Дженнингс. 138, 139, 143, 146.
Джонсон. 225.
Доббс. 178.
Домин. 161.
Дорфмейстер. 19.
Дункер. 11, 33, 40, 62, 75.
Давенпорт. 33, 36, 77, 78, 82, 83, 87, 216.
Давис. 194 — 196, 199.
- Ермаков. 11.
- Жордан. 157, 178.
- Зелени. 145.
Зельцер. 18.
Зуйтин. 25.
- Иоганнсен. 15, 31, 41, 50, 62, 84, 98, 128 — 140, 146, 165 — 168, 191, 213.
Поллоу. 179.
Ист. 138.
- Кастиль. 25.
Кауфман. 11, 70.
Келликер. 150.
Келла. 6 — 16, 30 — 32, 42, 56.
Киселев. 25.
Кисслинг. 166.
Клебе. 18, 19, 20, 22, 36, 45.
Коп. 209.
Коржинский. 150 — 152, 161, 211.
Коррени. 161.
Кронахер. 221.
Кастль. 25, 141 — 143, 178.
Кюкке. 95.
- Ланг. 178.
Леман. 199.
Ленц. 222, 223, 225.
Леонтович. 33, 75.
Ли. 25.
Линней. 212.
Линч. 178.
Литтль. 178, 189.
Лотси. 190, 199, 211, 212.
Лашля. 139.
Людвиг. 11, 67.
Лютц. 200, 201.

Оржевский. 11, 33, 57.

П. 14.

Пауль. 108.

Петер. 25, 28.

Р. 20.

Р. 18, 19.

Пирсон. 6, 25, 33, 34, 35 —

74, 75, 100, 107, 114, 117,

Плате. 121, 178, 190.

Поденое. 225.

Рассон. 11.

Р. 25.

Р. 15, 18, 19.

Рт. 145.

С. 14, 15, 16.

С. 32, 33, 35.

С. 141, 201.

С. 104, 211, 202.

Мендель. 112, 117, 163, 181, 182, 186, 188, 190, 192, 193, 217, 219, 220.

Мендиола. 138.

Миддлетон. 145.

Морган. 164, 176, 177, 189, 203 — 207.

Мак Довелль. 140, 144.

Мак Дугаль. 197.

Мак Кракен. 173.

Мюллер. 178.

Натузиус. 149.

Нахтсгейм. 176, 207.

Неймайр. 168.

Нильссон Эле. 166.

Нэгели. 147.

Орженцкий. 11, 13, 70, 75.

Пайн. 140.

Пауль. 168.

Петер. 25, 28.

Пикте. 20.

Пирль. 138, 140.

Пирсон. 6, 25, 33, 34, 38 — 40, 47, 61, 64, 74, 75, 100, 107, 114, 117, 125 — 131, 136.

Плате. 121, 178, 190.

Пенерое. 225.

Пуссон. 11.

Райт. 25.

Реннер. 195, 198, 199.

Рут. 145.

Сент-Нлер. 95.

Слуцкий. 33, 39, 75.

Стертевант. 140, 203.

Стоппе. 194, 201, 202.

Тимирязев. 119.

Тойяма. 174.

Томас. 201.

Тоуэр. 26 — 28, 31, 63, 140, 169 — 174, 191, 202.

Уолтон. 26.

Уэльдон. 11, 78, 85.

Филипченко. 25, 28, 41, 85, 91, 94, 95, 213, 216.

Филлипс. 25, 142, 144.

Филон. 107.

Финнер. 20, 174 — 176.

Фоглер. 138.

Фридман. 151.

Фриз де- 11, 20, 32, 66, 80, 82, 88, 90, 147, 149, 150, 152 — 161, 168 — 170, 173, 180, 190 — 200, 211, 212.

Фрувирт. 138, 187, 221.

Хохлов. 91, 92.

Чушров. 11, 33, 70.

Шалльмайер. 223, 225.

Шаманн. 179.

Шинц. 190.

Шманкевич. 23, 24.

Штандфусс. 20, 174 — 176.

Шулл. 138.

Эльдертон. 33, 75.

Эрвье. 216.

Юинг. 139.

Юл. 11, 100.

Предметный указатель.

- Абберации. 20, 174 — 176
 Автогамы. 218.
 Аллогамы. 219.
 Асимметрия. 62 — 66
- Биометрики. 33, 117, 125, 130
 Биотип. 130.
- Варианты 7, 13, 29.
 " классовые. 13, 30, 41
 " определенные 13, 30, 41
 " числовые. 13.
- Вариация. 196.
 Вариации гетерогенные. 151 — 152
 " крайние. 173.
 " меристические 149.
 " прерывистые. 150.
- Вариационная кривая. 12 — 16.
 " нормальная или теоретическая. 43 — 45, 62, 75.
- Вариационный многоугольник. 14, 15.
 " ряд 7, 8, 29 след. 56 след.
 " " теоретический. 56 — 62
 " " трансгрессивный. 86 — 95
- Вероятная ошибка. 42.
 " " квадрат. уклонения. 46.
 " " коэффициента вариации. 46.
 " " коэффициента корреляции. 107.
 " " разности. 90.
 " " регрессии. 109.
 " " средней. 42, 43
- Влияние внешних условий. 17 — 26, 170 — 176.
- Гены. 130, 141.
 Генетика. 3.
 Генотип. 130.
 Гетерогамия. 194.
 Гетерогенезис. 150, 211.
 Гипотеза периодических мутаций 159 — 160
 " присутствия-отсутствия. 163 — 164, 206.
- Гомологичные ряды. 207 — 209.
 Графический метод Гальтона, 99 — 100, 123 — 124
- Данное свойство. 97.
 Дисперсия. 70.
- Евгенника. 225
- Животноводство. 214 — 221
- Зависимое свойство. 97.
 Закон больших чисел Пауссона. 11.
 " возврата. 124.
 " гомологических рядов Вавилова. 208 — 209
- Закон Кетлэ. 9 — 10.
 " множественности причин. 15
 " наследования от предков. 125.
 " ошибок Гаусса. 11.
 " равновесия органов. 95
 " регрессии Гальтона. 124, 137
- Законы Менделя. 181 — 185.
 " мутационной изменчивости. 159.
- Изменчивость альтернативная. 6, 109 — 116.
 " групповая 5, 26, 147 след.
 " индивидуальная. 5 след. 147.
 " качественная. 6, 109 — 116.
 " количественная. 6 след.
 " коррелятивная. 95 — 109, 114 — 117.
- Изменчивость непрерывная. 148 — 167.
 " прерывистая. 148 — 167.
 " рядовая. 6 след.
 " трансгрессивная. 86 — 95, 132, 166.
- Индекс совпадения. 61.
- Квартиль. 31 — 33, 43
 Классы. 10, 13.
 Классовый промежуток. 30, 51, 53, 72.
 Клоны. 138.
 Комбинанты. 196.
 Комбинации. 26, 121, 181 — 190, 211.
 Константы ряда 72.
 Корреляционные таблицы. 97 — 99
 Корреляция. 95 — 109.
 " отрицательная. 98.
 " положительная. 97.
 " физиологическая. 96.
- Коэффициент асимметрии. 64, 66.
 " вариации. 40 — 41, 46, 47.
 " дисперсии. 70.
 " корреляции 100 — 107, 114 — 117.
- Кривые бимодальные. 80.
 " высоковершинные. 67, 70
 " гипербиномиальные. 67.
 " двухвершинные. 70, 80 — 85, 88.
 " многовершинные. 80, 82.

Кривые мультимодальные. 80.
 " низковоершинные. 69, 70.
 " односторонние. 66.
 " половинные. 66.
 " частоты. 12.
 " эксцессивные. 67 — 68.
 Критерий типа кривой. 76.
 Критическая функция. 76.
 Кривые линии. 138.

Лестничный многоугольник. 13.

Медиана. 30—32, 64.
 Метод комбинированных признаков. 93.
 Мода. 31, 64.
 Модификации 121, 147, 148.
 " длительные. 179.
 Моменты. 47, 48, 64, 68.
 Мутанты. 155, 196.
 Мутации 148—180, 196, 211.

" в чистых линиях. 164 — 166.
 " дрозофилы. 176 — 177, 203 — 206.
 " прогрессивные. 152, 153, 162 — 164.
 " регрессивные. 152, 153, 162 — 164.
 " скачкообразные. 148, 167.
 " ступенчатые. 121, 167 — 168.
 " у животных. 169 — 178.
 " у микроорганизмов. 178 — 179.
 " у растений. 161 — 168.
 " факториальные. 162 — 163.
 " энотеры. 153 — 161, 191 — 202.

Мутационный период. 160.
 Мутационный процент. 160.

Наблюдаемые числа. 112.
 Наследственность индивидуальных особенностей. 119, 121, 124, 126, 136.
 Наследственность приобретенных свойств. 172.
 Нормальный интеграл вероятности. 56—57.

Ожидаемые числа. 112.
 Относительное свойство. 97.

Пангены 161, 194.
 Подбор 119—146, 210—211.
 " генетический. 127 — 128.
 " естественный. 120.
 " искусственный. 120, 218—221.
 " плодовитости. 224 — 225.
 " половой. 127.
 " репродуктивный. 127—128.
 Подлежащее свойство. 97.

Показатель дивергенции. 83.
 " изоляции. 83.
 Популяция. 129.
 Принцип индивид. испытания потомства. 131, 218.
 Принцип соотношения частей. 95.
 Происхождение культурных форм. 214—217.
 Прэмутация. 160.

Рассеяние. 70.
 Растениеводство. 214 — 221.
 Разновидности. 158.
 Регрессия. 107 — 109, 116, 124.
 Родовые признаки. 28, 212 — 213.
 Ряд изменчивости. 7, 8.
 Ряды форм. 168.

Селекция. 221.
 Способ моментов. 47—53, 70—74, 101—102.
 Среднее арифметическое отклонение. 35, 38.
 Среднее квадратическое отклонение. 34 — 47, 51 — 55, 72, 111 — 112.
 Средняя величина. 7, 29, 30, 37, 39, 48, 51, 110.
 Средняя ошибка 43, 45, 112—113.
 " " квадрат. отклонения. 47.
 " " коэффициента вариации. 47.
 " " коэффициента корреляции. 107.
 " " разности. 90.
 " " регрессии. 109.

Теория тождественных мест. 164, 203—206.
 Типы вариационных кривых. 74—80.

Уклонения от средней величины. 7, 9, 34, 38, 48, 51, 93, 121, 124, 126, 136.
 Фенотип. 129.
 Флюктуации. 121, 141, 147.

Хромозомы. 200 — 206.

Цифра асимметрии. 63 — 66, 71, 75.

Частота. 29.
 Человек. 221 — 226.
 Чистая линия. 129.

Эволюция. 210 — 213.
 Эксцесс. 68 — 70, 71, 72, 75, 81.
 Элементарные виды. 158.

ОГЛ

А. Изменчи

...онный ряд и кривая

...
...
...
...
...

Элементы вариационного ряда

Средняя величина. \bar{X}
нй величины, среднее \bar{X}
Коэффициент вариации. V

Элементы вариационного ряда

Величина	Частота	Среднее	Моменты
...
...
...
...

Трансгрессионная, коррелятив

Группы	Частота	Среднее	Моменты
...
...
...
...

Подбор

...
...
...
...
...

ОГЛАВЛЕНИЕ.

А. Изменчивость индивидуальная.

ГЛАВА I. ✓

Вариационный ряд и кривая

Индивидуальная и групповая изменчивость. Виды индивидуально-изменчивости. Статистический метод. Теория средних величин. Вариационный ряд, варианты. Закон Кетлэ о распределении вариантов. Вариационная кривая. Определенные и классовые варианты. Влияние на изменчивость внешних условий. Внутренние факторы индивидуальной изменчивости

ГЛАВА II. ✓

Элементы вариационного ряда 29

Средняя величина. Медиана и мода. Квартиль. Уклонения от средней величины, среднее уклонение, среднее квадратическое уклонение. Коэффициент вариации. Вероятные и средние ошибки. Способ моментов

ГЛАВА III. ✓

Элементы вариационного ряда (продолжение) 30

Вычисление теоретического ряда и индекса совпадения. Асимметрия. Односторонние кривые. Эксцесс. Высковершинные и низковершинные кривые. Вычисление цифры асимметрии и эксцесса по способу моментов. Типы кривых по Пирсону. Двухвершинные и многовершинные кривые

ГЛАВА IV. ✓

Трансгрессивная, коррелятивная и альтернативная изменчивость 36

Трансгрессивные ряды. Оценка различий между средними величинами. Метод комбинированных признаков Гейнке. Физиологическая корреляция и коррелятивная изменчивость. Таблицы корреляции. Коэффициент корреляции и его ошибка. Регрессия. Определение квадратического уклонения, средней ошибки и коэффициента корреляции при альтернативной изменчивости. Значение определения коррелятивной зависимости

ГЛАВА V. ✓

Подбор 48

Учение Дарвина. Вопрос о наследственности индивидуальных уклонений. Закон регрессии Гальтона. Исследования Пирсона. Популяции и чистые линии, фенотип и генотип. Исследования Ногансена. Другие опыты подбора в чистых линиях, кломах и кровных линиях. Роль подбора.

Б. Изменчивость групповая.

ГЛАВА VI. ✓

Стр.

Мутации	147
-------------------	-----

Групповая изменчивость. Теория гетерогенезиса Коржинского. Мутационная теория де-Фриза. Опыты с *Oenothera lamarckiana*. Элементарные виды и разновидности, прогрессивные и регрессивные мутации. Гипотеза периодических мутаций и премутации. Новые случаи мутационной изменчивости у растений; факториальные мутации; вопрос о прогрессивных и регрессивных мутациях; мутации в чистых линиях; ступенчатые мутации. Мутации в животном царстве и у микроорганизмов; вопрос о влиянии внешних условий; длительные модификации.

ГЛАВА VII. ✓

Мутации (продолжение) и комбинации	181
--	-----

Законы Менделя и комбинативная изменчивость. Примеры комбинаций. Мутации и комбинации. „Спор об энотерах“. Скрещивания энотер и попытки искусственного получения *Oenothera lamarckiana*. Отношения в хромосомах у мутантов последней. Гипотеза идентичных мест Моргана. Внутренние факторы мутационной и комбинативной изменчивости. Гомологичные ряды в наследственной изменчивости.

ГЛАВА VIII. ✓

Значение подбора, мутаций и комбинаций	210
--	-----

Теория подбора Дарвина, мутаций де-Фриза и комбинаций Лотси. Значение этих факторов для эволюции организмов. Мутации и комбинации в животноводстве и растениеводстве. Подбор у автогамных и аллогамных организмов. Мутации, комбинации и подбор в человеческом обществе. Евгеника.

Указатель литературы	227
--------------------------------	-----

Указатель имен авторов	234
----------------------------------	-----

Предметный указатель	236
--------------------------------	-----

..... 117
Моржиского. Му-
скапа. Элемен-
тальные мутации.
Случай мутаций.
Вопрос о про-
стых линиях; сту-
пеноорганизмов;
кации.

..... 121
Примеры комби-
нирования энотер-
иала. Отношения
их мест Морган.
менчивости. Го-

..... 120
мбинаций Лотси.
ации и комбина-
огамных и алло-
в человеческом

..... 117
..... 124
..... 125

